FRs/T51 Suppl 1

FAO Fisheries Technical Paper No. 51 Suppl. 1

FRs/T51 Suppl. 1
MFS-Marking

MANUAL OF METHODS FOR FISH STOCK ASSESSMENT
PART IV - MARKING

MANUEL SUR LES MÉTHODES D'ÉVALUATION DES STOCKS ICHTYOLOGIQUES
IVème PARTIE - LE MARQUAGE

MANUAL DE METODOS PARA LA EVALUACION DE LOS STOCKS DE PECES
PARTE IV - MARCADO

by par por

Rodney Jones

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS
ORGANISATION DES NATIONS UNIES POUR L'ALIMENTATION ET L'AGRICULTURE
ORGANIZACION DE LAS NACIONES UNIDAS PARA LA AGRICULTURA Y LA ALIMENTACION
Rome, 1966

DOCUMENTS OF THE FISHERY RESOURCES AND EXPLOITATION DIVISION OF FAO DEPARTMENT OF FISHERIES

Documents which are not official FAO publications are issued in several series. They are given a restricted distribution and this fact should be indicated if they are cited. Most of them are prepared as working papers for meetings, or are summaries of information for use of member governments, organizations, and specialists concerned.

DOCUMENTS DE LA DIVISION DES RESSOURCES ET DE L'EXPLOITATION DES PÊCHES DU DÉPARTEMENT DES PÊCHES DE LA FAO

Des documents qui ne figurent pas parmi les publications officielles de la FAO sont publiés dans diverses séries. Ils font seulement l'objet d'une distribution restreinte, aussi convient-il de le préciser lorsque ces documents sont cités. Il s'agit le plus souvent de documents de travail préparés pour des réunions, ou de résumés d'information à l'intention des gouvernements des pays membres, ainsi que des organisations et spécialistes intéressés. Ces séries sont les suivantes:

DOCUMENTOS DE LA DIRECCION DE RECURSOS PESQUEROS Y EXPLOTACION DEL DEPARTAMENTO DE PESCA DE LA FAO

Esta Subdirección publica varias series de documentos que no pueden considerarse como publicaciones oficiales de la FAO. Todos ellos tienen distribución limitada, circunstancia que debe indicarse en el caso de ser citados. La mayoría de los títulos que figuran en dichas series son documentos de trabajo preparados para reuniones o resúmenes de información destinados a los estados miembros, organizaciones y especialistas interesados.

FAO Fisheries Report **FR/R (No.)**
FAO Fisheries Circular **FR/C (No.)**
FAO Fisheries Synopsis **FR/S (No.)**

Special groups of synopses are identified by symbols followed by classification numbers based on indexed code of "Current Bibliography":

SAST Data concerning certain species and fish stocks.

MAST Information on methods and subjects.

OT Oceanographic data.

IT Limnological data.
and

CART Information concerning fisheries and resources of certain countries and regions (FID/S).

Des catégories spéciales de synopses sont identifiées à l'aide de symboles suivis des chiffres de classification basés sur le code d'indexation de la « Current Bibliography »:

SAST Données sur certaines espèces et populations de poissons.

MAST Renseignements sur des méthodes et des sujets.

OT Données océanographiques.

IT Données limnologiques.
et

CART Renseignements sur les pêcheries et les ressources de certains pays et régions (FID/S).

Grupos especiales de sinopsis se distinguen con las siglas siguientes, seguidas por números de clasificación que se basan en las claves de los índices de la « Current Bibliography ».

SAST Datos relativos a ciertas especies y poblaciones.

MAST Sinopsis sobre métodos y materias.

OT Sinopsis sobre oceanografía.

IT Sinopsis sobre limnología.
y

CART Información sobre los recursos acuáticos vivos de algunos países y regiones (FID/S).

FAO Fisheries Technical Paper **FR/T(No.)**

Special groups of Technical Papers are identified by:

RE Indexed lists of experts and institutions drawn from Registers maintained by the Fishery Resources and Exploitation Division.

CB Lists of periodicals, special sections of "Current Bibliography for Aquatic Sciences and Fisheries," special bibliographies and papers concerning documentation problems.

MFS Provisional editions of "FAO Manuals in Fisheries Science."

Some documents also have another identification, if, for example, they have been contributed to a meeting for which papers have been numbered according to another system.

Des catégories spéciales de documents techniques sont identifiées à l'aide des symboles suivants:

RE Listes indexées d'experts et institutions tirées des registres tenus à jour par la Division des ressources et de l'exploitation des pêches.

CB Listes de périodiques, des sections spéciales de la « Current Bibliography for Aquatic Sciences and Fisheries », des bibliographies particulières et des articles sur les problèmes de documentation.

MFS Editions provisoires des « Manuels FAO de science halieutique ».

Il arrive que certains documents portent d'autres numéros d'identification, comme c'est le cas s'ils ont été préparés pour une réunion dont les documents ont été marqués à l'aide d'un autre système.

Grupos especiales de documentos técnicos se identifican por las siglas siguientes:

RE Listas índices de expertos y de instituciones tomadas de los registros que se llevan en la Dirección de Recursos Pesqueros y Explotación.

CB Listas de periódicos, secciones especiales de la « Current Bioliography for Aquatic Sciences and Fisheries », bibliografías especiales y trabajos relativos a los problemas de documentación.

MFS Ediciones provisionales de los « Manuales de la FAO de Ciencias Pesqueras ».

Algunos documentos tienen también otra identificación si, por ejemplo, son contribuciones a una reunión cuyos documentos han sido marcados con arreglo a otros sistemas.

MANUAL OF METHODS FOR FISH STOCK ASSESSMENT

PART IV - MARKING

The Use of Marking Data in Fish Population Analysis

MANUEL SUR LES METHODES D'EVALUATION DES STOCKS ICHTYOLOGIQUES

IVème PARTIE - LE MARQUAGE

L'utilisation des données du marquage dans l'analyse des populations de poissons

MANUAL DE METODOS PARA LA EVALUACION DE LOS STOCKS DE PECES

PARTE IV - MARCADO

Utilización de los Datos de Marcado en el Analisis de las Poblaciones de Peces

by par por

Rodney Jones
Marine Laboratory, Aberdeen

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS
ORGANISATION DES NATIONS UNIES POUR L'ALIMENTATION ET L'AGRICULTURE
ORGANIZACION DE LAS NACIONES UNIDAS PARA LA AGRICULTURA Y LA ALIMENTACION

Rome, April 1966

PREPARATION OF THIS PAPER

The author prepared this review as an expanded and revised version of a contribution to the ICES Symposium on the Measurement of Abundance of Fish Stocks (Jones, R. 1964). The earlier paper was reprinted as an Appendix to FAO Fish.tech.Pap., 51. The original English version of the present paper has already been published as Appendix VI(c) of the "Report and Lectures of the FAO/GFCM Seminar on Sardine Tagging, Split, Yugoslavia, 2-14 November 1964" FAO/EPTA Rep., (1995), 1965. A French translation was issued as a Working Document to the VIII Session of the General Fisheries Council for the Mediterranean, Rome, 10-15 May 1965 (GFCM Doc. A/Rec.C.4 (a)).
65

The Spanish translation has been prepared for use at the FAO/EPTA Training Centre on Marine Resources Appraisal to be held in Chile during 1966. All three language versions are here reproduced together for the convenience of readers and for wider distribution. After trial use and revision they will be printed in the series FAO Manuals in Fisheries Science.

PREPARATION DU PRESENT DOCUMENT

La présente étude est une version revue et augmentée de la communication présentée par l'auteur du Colloque du CIEM sur la mesure de l'abondance des stocks de poissons (Jones, R. 1964). Le texte initial a été reproduit comme annexe au FAO Fish.tech.Pap., 51. L'original anglais du présent document a déjà paru en tant qu'annexe VI(c) du "Report and Lectures of the FAO/GFCM Seminar on Sardine Tagging, Split, Yugoslavia, 2-14 November 1964", FAO/EPTA Rep., (1995), 1965 et la traduction française comme document de travail de la VIIIe session du Conseil général des pêches pour la Méditerranée, tenue à Rome du 10 au 15 mai 1965 (CGPM Doc. A/Rec.C.4 (a)).
65

Une traduction espagnole a été établie à l'intention du Centre de perfectionnement FAO/PEAT sur l'évaluation des ressources marines, qui doit se tenir au Chili en 1966. Les trois versions sont reproduites ici pour des raisons de commodité et en vue d'une plus ample diffusion. Après utilisation à titre expérimental et révision éventuelle, elles seront imprimées dans la collection Manuals FAO de science halieutique.

PREPARACION DE ESTE DOCUMENTO

El autor preparó este análisis como versión ampliada y corregida de una contribución científica al Simposio del CIEM sobre Medición de la Abundancia de las Poblaciones de Peces (Jones, R. 1964). El documento primitivo fué reproducido como Apéndice al FAO Fish.tech.Pap., 51. La versión original en inglés de este documento se ha publicado ya como Apéndice VI(c) del "Report and Lectures of the FAO/GFCM Seminar on Sardine Tagging, Split, Yugoslavia, 2-14 November 1964", FAO/EPTA Rep., (1995), 1965. Se publicó una traducción francesa como documento de trabajo para el 8º período de sesiones del Consejo General de Pesca del Mediterráneo Roma, 10-15 mayo 1965 (CGPM Doc. A/Rec.C.4 (a)).
65

La traducción española ha sido preparada para emplearla en el Centro de Capacitación FAO/PAAT sobre Evaluación de Recursos Marinos que se celebrará en Chile durante 1966. Se reproducen aquí juntas las versiones en los tres idiomas para comodidad de los lectores y para que tengan una más amplia distribución. Una vez que se hayan empleado como prueba y que sean revisadas, se publicarán en la serie Manuales de la FAO de Ciencias Pesqueras.

MR/45525

Distribution :

FAO Department of Fisheries
FAO Regional Fisheries Councils
and Commissions
FAO Regional Fisheries Officers
FBCB Selectors 2 and 5
Training Centre on Marine Resources Appraisal

"Current Bibliography" entry :

Jones, R. (1966) 10-12835 M
FAO Fish.tech.Pap., (51) Suppl.1: 90 p.
Manual of methods for fish stock assessment.
Part 4. Marking. The use of marking data in fish population analysis. Manuel sur les méthodes d'évaluation des stocks ichtyologiques. Part 4. Marquage. L'utilisation des données du marquage dans l'analyse des populations de poissons. Manual de métodos para la evaluación de los stocks de peces. Parte 4. Marcado. Utilización de los datos de marcado en el analisis de las poblaciones de peces.

Discusses theory of tagging experiments for determination of population size, mortality and growth estimations and determination of dislocation. Demonstrates application of methods by examples.
Co 10-12455

CONTENTS

	Page
Editorial Notes	ix
1. The Determination of Population Size from Marking Experiments	1:1
1.1 The Petersen method	1:1
1.2 The number of marked fish required	1:4
1.3 The Schnabel method	1:5
1.4 Triple catch method	1:7
1.5 Jackson's "positive" and "negative" methods	1:9
2. Mortality Estimation	2:1
2.1 Mathematics necessary for mortality estimation	2:1
2.2 Basic mortality estimation	2:1
2.3 Combining mortality estimates	2:1
2.4 Estimation of mortality from reports of recaptured marked fish	2:2
2.4.1 Type A errors only	2:3
2.4.2 Type B errors only	2:6
3. Estimating Growth from Marking Experiments	3:3
3.1 Fitting a growth curve to data representing equal time intervals	3:1
3.2 Fitting a growth curve to data representing unequal time intervals	3:2
4. The Determination of Dislocation (Movement) Parameters from Marking Experiments	4:1
4.1 Direction of dislocation (Ψ)	4:1
4.2 Mean velocity of dislocation (V)	4:3
4.3 Mean square dispersion coefficient (a^2)	4:3
4.4 Significance of a^2	4:5
5. Bibliography	5:1

INDEX

	Página
Notes de l'éditeur	xi
1. La détermination du nombre d'individus d'une population d'après des expériences de marquage	1:1
1.1 Méthode de Petersen	1:1
1.2 Le nombre de poissons marqués nécessaire	1:4
1.3 La méthode de Schnabel	1:6
1.4 Méthode de la triple pêche	1:8
1.5 Méthodes "positive" et "négative" de Jackson	1:10
2. Evaluation de la mortalité	2:1
2.1 Mathématiques nécessaires pour l'évaluation de la mortalité	2:1
2.2 Evaluation de la mortalité	2:1
2.3 Combinaison des évaluations de mortalité	2:1

INDEX (suite)

	Page
2.4 Evaluation de la mortalité d'après les marques notifiées	2:2
2.4.1 Erreurs du type A seulement	2:3
2.4.2 Erreurs du type B seulement	2:6
3. Evaluation de la croissance d'après les expériences de marquage	3:1
3.1 Adapter une courbe de croissance à des données représentant des intervalles de temps égaux	3:1
3.2 Adapter une courbe de croissance à des données représentant des intervalles inégaux de temps	3:1
4. La détermination des paramètres de déplacement (mouvements) d'après les expériences du marquage	4:1
4.1 Direction du déplacement (Ψ)	4:1
4.2 Vitesse moyenne du déplacement (V)	4:3
4.3 Moyenne des carrés du coefficient de dispersion (a^2)	4:3
4.4 Significance de a^2	4:4
5. Bibliographie	5:1

INDICE

	Página
Advertencias	xiii
1. Determinación del tamaño de una población según los experimentos de marcado	1:1
1.1 Método de Petersen	1:1
1.2 Número de pescados marcados necesarios	1:4
1.3 El método de Sohnabel	1:5
1.4 Método de la triple captura	1:7
1.5 Métodos "positivo" y "negativo" de Jackson	1:10
2. Estimación de la mortalidad	2:1
2.1 Matemáticas necesarias para la estimación de la mortalidad	2:1
2.2 Estimación de la mortalidad básica	2:1
2.3 Combinación de las estimaciones de mortalidad	2:1
2.4 Estimación de la mortalidad de acuerdo con los informes de peces marcados recapturados	2:2
2.4.1 Errores de tipo A solamente	2:3
2.4.2 Errores de tipo B sólamente	2:6
3. Estimación del crecimiento según los experimentos de marcado	3:1
3.1 Adaptar una curva de crecimiento a los datos que representan intervalos de tiempo iguales	3:1
3.2 Adaptar una curva de crecimiento a los datos que representan intervalos de tiempo desiguales	3:1
4. La determinación de los parámetros de desplazamiento (movimiento) según los experimentos de marcado	4:1

INDICE (continuación)

		Página
4.1	Dirección de desplazamiento (Ψ)	4:1
4.2	Velocidad media del desplazamiento (V)	4:3
4.3	Media cuadrada del coeficiente de dispersión (a^2)	4:3
4.4	Significación de a^2	4:4
5.	Bibliografía	5:1

EDITORIAL NOTES

In this paper for population parameters the terminology and notation of ANON., Reviews by rapporteurs. Section 1.1. Spec. Publ.int.Comm.Nthw.Atlant.Fish.,(4):7-11. has been used where applicable. Other terminology specific to marking experiments and theory is as follows :

Mark - an identification of an individual fish

Tag - a mark attached externally or inserted internally

(m_a) Recaptures - Marked fish which are caught

(m_b) Recoveries - Recaptures which are recovered from the catches by fishermen or by other persons handling the product

(m_c) Reports - Recovered marked fish reports of which reach the investigating agencies whether or not the mark itself is returned

(m_d) Returns - Marks which are delivered to the investigating agencies, with or without the fish specimen

So that $m_a \geqslant m_b \geqslant m_c \geqslant m_d$

THE USE OF MARKING DATA IN FISH POPULATION ANALYSIS

1. The Determination of Population Size from Marking Experiments

Marking experiments can be used for determining the size of fish populations, and in ideal situations the principles involved are extremely simple. In practice, because some or all of the assumptions implicit in the simplest theories may not hold, less direct methods of estimation have to be employed. One assumption in particular that rarely holds for fish, is that the mortalities of marked and unmarked fish are the same. To allow for this it is necessary to consider the theory of estimation in two stages: first, how to estimate population size assuming that marked and unmarked fish do have the same mortalities; and second, what allowance to make when these mortalities are not the same.

In the treatment of the subject below, section 1 deals with the determination of population size assuming equal mortalities of marked and unmarked fish. Section 2 deals with some of the difficulties that arise when these mortalities are not the same.

For the purpose of estimating population size, the methods available may be grouped as follows :

(i) Situations where the population is so large that at best only a minute fraction of the fish present can be marked. This is the situation that usually applies to commercial marine fisheries. Usually the proportion marked is so small that there is little expectation of obtaining marked fish in samples deliberately taken at any moment. Instead it is necessary to rely on the prolonged activities of commercial fishermen for the recapture of marked fish.

In this situation an appropriate method of estimation is by the Petersen method.

(ii) In some lakes and streams it may be possible to mark a relatively larger proportion of the population. There may then be a reasonable expectation of obtaining marked fish in samples specially taken for the purpose. In this situation the methods of Schnabel, Bailey's triple catch method and Jackson's "positive" and "negative" methods may be tried.

(iii) Further degrees of sophistication become possible when so large a proportion of the population can be marked that there is a reasonable expectation of a marked animal being repeatedly caught. The papers that take account of this possibility are more mathematical and are not dealt with here. A summary of the main papers on this subject is given by Jones (1964).

1.1 The Petersen method

The Petersen method consists of marking animals on one occasion and sampling for recaptures on a single subsequent occasion. Suppose, for example, that there is a population of N fish and that T of these are marked. What will be the probability of subsequently recapturing one of them? The simplest situation is when the marked fish are distributed at random throughout the population, or when the sampling effort is distributed at random. If either of these conditions apply it is to be expected that the proportion of marked fish in a sample would be the same as the proportion of marked fish in the population, i.e. if there are m marked fish in a sample of size n

$$\text{then } \frac{m}{n} \text{ is expected to equal } \frac{T}{N}$$

so that on rearranging terms one gets

$$N = \frac{nT}{m} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (1)$$

Example :

Suppose 1,000 marked fish are released in a lake. After a few days, during which these fish become distributed throughout the population, a sample of 500 fish is taken. If this sample contains 20 marked fish, how many fish are there in the lake?

In this example

$$T = 1{,}000$$
$$n = 500$$
$$m = 20$$

so that, from equation 1, $N = \frac{(500)(1000)}{20} = 25{,}000$ fish

Equation 1 provides a first estimate of the size of a population. In the literature, this equation does not always occur in this simple form, however, because it is biased and needs to be corrected. The reason for the bias is that the variable (m) occurs in the denominator of the equation. Usually it is supposed that a sample of fixed size (n) is taken from a population of N fish. The number of marked fish (m) is therefore a random variable. Then, even if the mean value of m from a number of samples is unbiased, it does not follow that the mean value of $(\frac{1}{m})$ which is the way in which m occurs in equation (1) will give an unbiased estimate of the reciprocal of m.

In other words

even if $\frac{m}{nT}$ gives an unbiased estimate of $\frac{1}{N}$

$\frac{nT}{m}$ will not necessarily give an unbiased estimate of N.

A number of modifications of the basic equation (1) are given in the literature to allow for this bias. These are summarised in Table 1. Equations (A) - (D) are used when the sampling is "direct". That is by sampling until a predetermined sample size (n) has been obtained. An alternative procedure, known as "inverse" sampling, is to continue sampling until a predetermined number of marked animals has been recovered. The appropriate equation for this situation is given in (E) of Table 1.

Table 1

Formulae for estimating population size (N)
by the Petersen method

Reference	Type of Sampling	Estimates of	
		Population Size (N)	Variance of (N)
A. Bailey, 1951	Direct	$N = \frac{Tn}{m}$	$\text{var } N = \frac{T^2 n (n - m)}{m^3}$
B. "	Direct	$N = \frac{T (n + 1)}{m + 1}$	$\text{var } N = \frac{T^2 (n + 1) (n - m)}{(m + 1)^2 (m + 2)}$
C. Chapman, 1951	Direct	$N = \frac{(T + 1) (n + 1)}{m + 1}$	$\text{var } N = N^2 \left[\frac{N}{nT} + 2\left(\frac{N}{nT}\right)^2 + 6\left(\frac{N}{nT}\right)^3\right]$
D. Schaefer, 1951	Direct	$N = \frac{(n + 1) (T + 1)}{m + 1} - 1$	not given
E. (Bailey, 1951) (Chapman, 1952)	Inverse	$N = \frac{n (T + 1)}{m} - 1$	$\text{var } N = \frac{(T - m + 1)(N + 1)(N - T)}{m (T + 2)}$

Examples of population estimation using the Petersen method are given by Ricker (1958), Hancock (1963), Le Cren and Kipling (1963), Sato (1938) and Simpson (1963).

The reason for the extreme simplicity of the Petersen method lies in the assumptions on which it is based. The fact that either the fish or the sampling effort should be randomly distributed has already been referred to. Other assumptions are that the marked and unmarked

animals are equally liable to capture and that the ratio $\frac{T}{N}$ is constant throughout the period in which recaptures are taken.

The assumption that marked and unmarked animals are equally liable to capture is important and if it does not hold, population estimates will be biased (Carlander and Lewis, 1948, Junge, 1963). Anderson and Bagge (1963) describe how plaice marked with Petersen discs were caught up in the material of meshes through which they would otherwise have escaped. Their chances of capture were thereby increased: to estimate such increase, experiments had to be conducted using a different type of tag.

For example, suppose that 1,000 fish are marked and that out of a sample of 200, 20 fish are recaptured. This suggests a population size of

$$N = \frac{(1000)(200)}{20} = 10{,}000 \text{ fish}$$

Suppose however that marked fish are 10% easier to catch than untagged fish, i.e. this is equivalent to saying that instead of 20 recaptures there should have been $\frac{20}{1.1} = 18$ recaptures.

A better estimate of population size would therefore be

$$N = \frac{(1000)(200)}{18} = 11{,}000 \text{ fish}$$

The assumption that $\frac{T}{N}$ is constant throughout the period in which recaptures are made is implicit in the Petersen equation. Ideally therefore the Petersen method will be used before any mortality of marked or unmarked fish has had time to occur. The method is not necessarily restricted in this way, however, provided the mortality and/or emigration rate of marked and unmarked fish is the same.

For example, suppose that after a certain period only a proportion, p, of the original population of N individuals remains alive within the sampling area. The losses may be due to mortality or emigration from the sampling area or to both. The population size is then Np.

Provided the proportion of marked fish that remains is also p, it follows that the ratio of marked to unmarked fish will be $\frac{Tp}{Np}$ which is still equivalent to $\frac{T}{N}$.
If this is so, equation (1) will still be valid for estimating population size, even though marked fish may have been recaptured over a considerable period of time. Such a situation arises when marked fish are recaptured by commercial fishermen over a period of several years. However, in practice, it is likely that marking mortality may occur both at the time of marking as well as subsequently, in which case the Petersen equation in its simplest form will no longer be applicable. This situation will be dealt with later.

If the recapture of marked animals occurs over a long enough period some account must be taken of changes in population size due to recruitment or immigration. If this happens, N, but not T, will increase so that the ratio $\frac{T}{N}$ will not be constant. Instead it will decrease. The simplest situation is one in which the $\frac{T}{N}$ recruits, or immigrants, can be distinguished by their size or some other feature, from the original population. If that is so, they may be excluded from the sample of n individuals and then the basic Petersen formulae can be applied.

If recruits or immigrants cannot be excluded, an alternative procedure due to Parker (1955) may be adopted. This method is based on the fact that a decline in the proportion of marked fish in the population will be reflected in a decline in the proportion of marked fish in the samples

$$\text{i.e. if } \frac{T}{N} \text{ declines, so also will } \frac{m}{n}.$$

Parker's method then consists of plotting the ratio $\frac{m}{n}$ against time. A line drawn through these points will have a negative slope, and if it is extrapolated back to zero time it will have an intercept that represents the value of $\frac{m}{n}$ at the time of marking. This, of course, will

represent $\frac{m}{n}$ before any recruitment or immigration has had time to occur and so will be the value to use in equation (1). This method has been used by Hancock (1963) for estimating the size of whelk populations.

In a later paper (Parker, 1963) Parker outlines a method of actually estimating the rate of recruitment by using a model in which the rate of recruitment is assumed constant throughout the experiment. A system of equations is derived for estimating the population size, the rate of mortality and the rate of recruitment. These cannot be solved algebraically but a solution can be obtained by using the appropriate numerical technique.

1.2 The number of marked fish required

One of the first things that has to be determined before the Petersen method can be applied is the number of marked fish that is required. To do this it is necessary to know something about the variance of estimates of N obtained by the Petersen method. Estimates of this variance have been made by the various authors who have worked out corrections to the basic Petersen formula and their estimates are summarised in Table 1.

Consider the first of these estimates for example

$$\text{var } N = \frac{T^2 n(n-m)}{m^3}$$

which is equal to

$$\left(\frac{Tn}{m}\right)^2 \frac{(1-\frac{m}{n})}{m}$$

but since

$$\frac{Tn}{m} = N$$

$$\text{var } N = \frac{N^2}{m}(1-\frac{m}{n})$$

Furthermore, if $\frac{m}{n}$ is very small, as is often the case, it can be ignored, leaving as a first approximation

$$\text{var } N = \frac{N^2}{m}$$

It follows that the standard deviation of N will be given by

$$\text{S.D. } N = \frac{N}{\sqrt{m}}$$

Confidence limits to an estimate of N can therefore be defined by

$$\hat{N} \pm t\frac{\hat{N}}{\sqrt{m}}$$

where $\hat{N}$ is an estimate of N and t is the appropriate value of t, determined from statistical tables. If, for 95% confidence limits, t is taken as a first approximation as equal to 2.0 these limits become

$$\hat{N} \pm \frac{2\hat{N}}{\sqrt{m}}$$

or

$$\hat{N}\left(1 \pm \frac{2}{\sqrt{m}}\right)$$

Suppose, for example, that it is required that the 95% limits of N should not extend more than 10% on either side of its estimated value,

Then

$$1 + \frac{2}{\sqrt{m}}$$

must be made equal to 1.10

so that $\frac{2}{\sqrt{m}} = 0.10$

and therefore $m = 400$

This means that if confidence limits are required with limits of ± 10% of the population size, a marking and recovery programme designed to yield at least 400 recaptures of marked fish is necessary.

The same conclusion is reached using any of the formulae in Table 1 for the variance of N.

Examples

1 ... (a) 1,000 fish are marked and in a subsequent sample of 5,000 fish 10 are found to be marked.

Estimate the population size, N, using different formulae.

(b) Estimate the variance, the standard deviation and the limits of each of those estimates of N.

2 ... Repeat the calculations in the first example using the following data and using Bailey's simple formulae only -

Number marked	Sample size	Number recaptured
1,000	5,000	100
10,000	50,000	1,000
100	5,000	5

3 ... Confirm that in each example the standard deviation of N is approximately equal to $\frac{N}{\sqrt{m}}$, where m is the number recaptured.

4 ... 1,000 fish are marked and during the following year commercial fishermen hand in 60 marks. Total landings for the year are 1,000 tons.

Calculate the size of the fish population at the beginning of the year given that there are 6,000 fish to the ton.

5 ... What are the limits of this estimate?

1.3 The Schnabel method

The Petersen method deals with the situation where marking and recapturing are each done once only. It may happen that a series of marking and recapture experiments are envisaged and in this case a method of analysis proposed by Schnabel (1938) may be more appropriate.

Suppose that on several occasions samples of n_i fish are taken and those not already marked are marked on each occasion. Let T_i be the number of marked fish at large at the moment just prior to taking the sample of n_i fish, and let m_i be the number of fish in the sample which are already marked.

Then Schnabel gives the following maximum likelihood equation for estimating the population size N.

$$\sum \left(\frac{n_i T_i - m_i N}{N - T_i} \right) = 0$$

This equation can be solved for N, the population size by numerical methods (De Lury, 1951). An algebraic solution is possible too, if various assumptions are made. Schnabel considered in particular the case where the number of marked fish (T_i) happens to be negligible compared with the population size N. If this is so, the equation can be simplified to give the following estimate of N.

$$N = \frac{\sum n_i T_i}{\sum m_i} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (2)$$

Chapman (1952) suggested that a better estimate would be

$$N = \frac{\sum ni\ Ti}{\sum mi + 1} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (3)$$

whilst Schumacher and Eschmeyer (1943) suggested that more weight should be given to the numbers recaptured from large markings than from small.

They in fact suggested

$$N = \frac{\sum ni\ Ti^2}{\sum mi\ Ti} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (4)$$

Example The numbers marked and recaptured on a series of occasions is shown in Table 2.

Table 2

Occasion	1	2	3	4	5
numbers marked	1,000	2,000	1,000	5,000	-
numbers sampled (ni)	-	500	300	200	600
numbers recaptured (mi)		7	8	110	48

Calculate the size of the population, using equations (2) and (4).

The first step is to calculate the numbers of marked fish (Ti) in the sea prior to the taking of each sample.

This is done in Table 3 where the other intermediate steps in the calculation are also detailed.

Table 3

Occasion 1	2	3	4	5	Total
Ti	1,000	3,000	4,000	9,000	
ni	500	300	200	600	
mi	7	8	10	48	73
ni Ti	5×10^5	9×10^5	8×10^5	54×10^5	76×10^5
ni Ti^2	5×10^8	27×10^8	32×10^8	486×10^8	550×10^8
mi Ti	7×10^3	24×10^3	401×10^3	432×10^3	503×10^3

For the application of equation (2) one has that

$$\sum ni\ Ti = 76 \times 10^5$$

$$\sum mi = 73$$

and $$N = \frac{76 \times 10^5}{73} = 1.04 \times 10^5$$

For the application of equation (4) one has that

$$\sum n_i T_i^2 = 550 \times 10^8$$

$$\sum m_i T_i = 503 \times 10^3$$

and $$N = \frac{550 \times 10^8}{503 \times 10^3} = 1.09 \times 10^5$$

It might appear from equations (2) - (4) that the Schnabel method is just a way of combining the results of several simultaneous Petersen type sets of data. It should also be appreciated however that this method does not allow for mortality or recruitment during the period of the experiment. The basic assumption in fact is that N is constant throughout the period in which individuals are being marked and recaptured. It is therefore particularly suited to estimating the number of fish in a pond or a lake at a particular time. It is not strictly applicable however for estimating the number of fish in the sea if the recaptures are made by commercial fishermen over a fairly long period of time.

An extension of the Schnabel method in which mortality is allowed for is given by Chapman (1954). It is assumed that marking and recapture are each done on a series of occasions and that mortality is the same for marked as for unmarked fish. Using the method of maximum likelihood a pair of equations is derived to provide estimates by numerical methods of the survival rate and of the number at the time of the first marking.

1.4 Triple catch method

An alternative method that although limited by a number of assumptions is referred to frequently in the literature is the "Triple Catch" method (Bailey (1951)).

This method deals with the special case in which fish have been caught on three occasions only. On the first and second occasion numbers of fish T_1 and T_2 are marked respectively: on the second and third occasion samples of sizes n_2 and n_3 respectively are taken, the numbers of recaptures on these latter occasions being m_{12} and $(m_{13} + m_{23})$. The total information can be set out as shown in Table 4.

Table 4

Occasion	1	2	3	
numbers marked (T_i)	T_1	m_{12} T_2	m_{13} m_{23}	Numbers recaptured (m_{ij})
numbers sampled (n_i)		n_2	n_3	

On the third occasion, marked fish may have come from either the first or the second group of marked fish. They are distinguished by the notation m_{13} and m_{23} respectively.

From these data, Bailey shows that it is possible to make the following estimates :

P_1 the proportion of the initial population that survives from the first to the second occasion

N_2 the size of the population on the second occasion, and R_2 the proportionate increase in the population between the second and third occasions due to recruitment and/or immigration.

His formulae are

$$P_1 = \frac{T_2\, m_{13}}{T_1\, m_{23}} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (5)$$

$$N_2 = \frac{T_2\, n_2\, m_{13}}{m_{12}\, m_{23}} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (6)$$

$$R_2 = \frac{n_3\, m_{12}}{n_2\, m_{13}} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (7)$$

It is a fairly simple matter to demonstrate the validity of these formulae.

First, the proportion surviving from the first to the second occasion (P_1). To determine this, one first notes that on occasion 2 there are two groups of marked fish in the sea. There are first the survivors of the T_1 fish marked on the first occasion, i.e. by definition there are P_1T_1 of these fish. There are also the T_2 fish actually marked on the second occasion.

The next step in the argument is to note that on the third occasion m_{13} fish are recaptured out of the P_1T_1 fish and m_{23} are recaptured out of the T_2 fish.

It follows therefore that

$$\frac{m_{13}}{P_1T_1} = \frac{m_{23}}{T_2}$$

so that $$P_1 = \frac{m_{13}\, T_2}{m_{23}\, T_1}$$ as given in (5) above.

The validity of formulae (6) and (7) is most easily demonstrated by considering first the expected values of m_{12}, m_{13} and m_{23}. These may be deduced from the information in Table 5.

Table 5

Occasion	1	2	3
size of population	N_1	N_2	N_3
size of sample	n_1	n_2	n_3
marked fish surviving	T_1	P_1T_1	$P_1P_2T_1$
		T_2	P_2T_2

Here P_1 and P_2 are used to denote the proportions surviving from occasions 1 to 2 and from occasions 2 to 3 respectively.

The expected numbers of recaptures may now be deduced using the basic Petersen type relationship

$$E(m) = \frac{n\, T}{N}$$

where E(m) denotes the "expected" value of m, the number of marked fish,

then

$$E(m_{12}) = \frac{n_2 P_1 T_1}{N_2}$$

$$E(m_{13}) = \frac{n_3 P_1 P_2 T_1}{N_3}$$

$$E(m_{23}) = \frac{n_3 P_2 T_2}{N_3}$$

These formulae can now be substituted into equations (6) and (7). Taking equation (6) first,

$$\frac{T_2 n_2 m_{13}}{m_{12} m_{23}} = \frac{T_2 n_2 n_3 P_1 P_2 T_1 N_2 N_3}{N_3 n_2 P_1 T_1 n_3 P_2 T_2} = N_2 \text{ as required}$$

and taking equation (7)

$$\frac{n_3 m_{12}}{n_2 m_{13}} = \frac{n_3 n_2 P_1 T_1 N_3}{N_2 n_2 n_3 P_1 P_2 T_1} = \frac{N_3}{P_2 N_2}$$

This shows that the R_2 of equation (7) is the ratio of the number actually alive on occasion (3) to the number that would have been alive if there had been no recruitment or immigration.

Example The following numbers of fish were marked, sampled and recaptured -

numbers marked on 1st and 2nd occasions	numbers sampled on 2nd and 3rd occasions	numbers recaptured on 2nd and 3rd occasions
$T_1 = 200$	$n_2 = 300$	$m_{12} = 15$
$T_2 = 100$	$n_3 = 200$	$m_{13} = 5$
		$m_{23} = 10$

Estimate P_1, N_2, and R_2 using equations (5) - (7)

The values given above can be substituted directly into these equations

$$P_1 = \frac{100\ (5)}{200\ (10)} = 0.25$$

$$N_2 = \frac{100\ (300)\ (5)}{15\ (10)} = 1000$$

$$R_2 = \frac{200\ (15)}{300\ (5)} = 2.0$$

1.5 Jackson's "positive" and "negative" methods

Other methods for determining population size, survival rate and birth and immigration rates are described by Jackson (1939). In his "positive" method, animals are marked once and the population subsequently sampled for recaptures at regular intervals. The assumption is made that the population size, N, remains constant while the number of marked animals declines. Jackson goes on to estimate the survival rate from the decline in the proportion of marked animals in each sample. For example, let y_i be the proportion of marked animals in a sample on the i^{th} occasion,

then $$y_i = \frac{m_i}{n_i}$$

Then Jackson's formula for determining (r) the proportion surviving from one occasion to the next is

$$r = \frac{y_2 + y_3 + \ldots\ldots\ldots y_n}{y_1 + y_2 \ldots\ldots\ldots\ldots y_{n-1}} \quad \ldots\ldots\ldots (8)$$

Given r, Jackson goes on to calculate the value of y_o, i.e. the proportion that would have been recaptured at the time of liberation.

The population size (N) then follows from the basic Petersen formula and is

$$N = \frac{T}{y_o}$$

Mathematically, this procedure is similar to that followed by Parker (1955). The difference is that Parker assumes a fixed T and an increasing N. Here N is fixed but T decreases.

In his "negative" method Jackson considers the recaptures on a single occasion of animals previously marked on a series of regularly spaced occasions. The method of computation is fundamentally similar to that for his "positive" method.

Examples

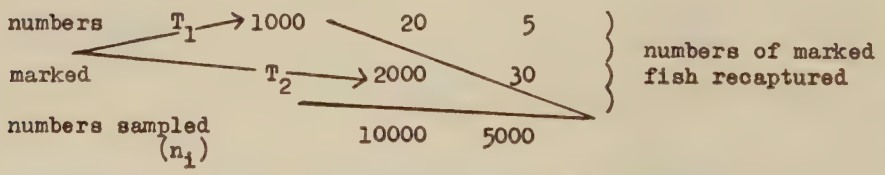
6 ... Estimate N from the following data using Schnabel's formula

Numbers marked on each occasion	5,000	1,000	2,000	1,000	
Sample sizes (n_i) on each occasion		10,000	20,000	10,000	5,000
Numbers recaptured on each occasion (m_i)		5	20	25	30

(Remember to determine the number of marked fish alive before each sampling occasion (T_i) first.)

7 ... Estimate N from the data in example 6 using Schumacher and Eschmeyer's formula.

8 ... Obtain estimates of population size survival rate and rate of recruitment from the following data using Bailey's triple catch formulae.



9 ... Repeat (8), using the data from the following two examples

1	2	3	1	2	3
100	5	5	1000	30	3
	300	5		3000	1
	10,000	500		10^6	10^5

What significance if any can be attached to the estimates obtained?

2. Mortality Estimation

Mortalities are extremely important in the analysis of fish populations. They define the relationship between the numbers of each age group. They can be used to define the life expectancy curve of a single brood, or to construct the stable age composition of a stock under different conditions. They help to define the relationship between catch and stock and play an essential part in the methods currently used for predicting the effects of changes in fishing effort and mesh size on catches.

2.1 Mathematics necessary for mortality estimation

An understanding of logarithms and exponentials is necessary for the determinations of mortality coefficients. Details and examples are given by Gulland (1964)- Part I, 1).

2.2 Basic mortality estimation

Details and examples are given by Gulland (1964, Part I, 4).

2.3 Combining mortality estimates

It frequently happens that data are available from which mortality estimates may be obtained in any of three ways. Consider for example the data in Table 6.

Table 6

	Year of Sampling	Brood					
		1963	1962	1961	1960	1959	1958
Catches/ unit effort	1963	-	100	75	50	30	10
	1964	85	30	20	10	8	2

These data show the catches per unit effort of five broods in two years. Three survival or mortality estimates may be obtained

(1) By direct comparison of the totals

i.e. $$S = \frac{(30 + 20 + 10 + 8 + 2)}{(100 + 75 + 50 + 30 + 10)} = 0.26$$

and $$Z = -\log_e 0.26 = 1.35$$

The value of this estimate depends on exactly what is required. If, for example, a measure of survival (or mortality) for the stock as a whole is required, an estimate such as this is quite appropriate.

Alternatively, one may wish to know the average survival (or mortality) rate for each age group, giving as much weight to the older fish as to the younger ones. In that case two other methods suggest themselves.

(2) (a) By determining values of S for each brood and averaging them,

i.e. $$\frac{1}{5}\left\{\left(\frac{30}{100}\right) + \left(\frac{20}{75}\right) + \left(\frac{10}{50}\right) + \left(\frac{8}{30}\right) + \left(\frac{2}{10}\right)\right\}$$

$$= 0.25$$

and $$Z = -\log_e 0.25 = 1.39$$

or

(b) The alternative is to determine individual values of Z and then to average these,

$$\text{i.e.} \quad -\frac{1}{5}\left\{\log_e\left(\frac{30}{20}\right)+\log_e\left(\frac{20}{75}\right)+\log_e\left(\frac{10}{50}\right)+\log_e\left(\frac{8}{30}\right)+\log_e\left(\frac{2}{10}\right)\right\}$$

$$= 1.41$$

The difference between the results obtained by methods (2)(a) and (2)(b) is that method (2)(b) gives a more efficient estimate of Z i.e. an estimate with a smaller variance and therefore narrower fiducial limits.

The choice therefore is not between three methods but between two, i.e. between methods (1) and (2)(b).

Sometimes situations arise when negative mortality rates occur, i.e. when numbers appear, due to sampling variation actually to increase. It may happen that a large number of instantaneous mortality coefficients have been determined for different broods and over different periods, i.e. from January to January, February to February, and so on. Given a sufficiently large number of estimates, some negative values are likely to occur. Provided these are due only to sampling variation, however, they must be included when an average value is computed. To ignore them may be equivalent to ignoring part of the distribution of Z and so would lead to an overestimate of the true value.

2.4 Estimation of mortality from reports of recaptured marked fish

The importance of mortality, or survival rates in the estimation of population size can be deduced directly from the basic Petersen type equation.

since $N = n\,{}^{T}/_{m}$

one can also write

$$N = n \div \left(\frac{m}{T}\right)$$

Now, $\frac{m}{T}$ is the proportion of marked animals that are recaptured during the period in which the sample of n individuals is collected. If some assumptions are made about the rate of decline of the marked animals, the ratio ${}^{m}/_{T}$ can be expressed as a function of their instantaneous mortality rate Z, due partly to fishing (F) and partly to natural causes (M), and it is easily shown that

$$\frac{m}{T} = \frac{F}{Z}\left(1 - e^{-Zt}\right)$$

where t is the length of time during which the m recaptures are taken. Of special interest is the case when t is infinitely long, in which case

$$\frac{m}{T} = \frac{F}{Z}$$

and

$$N = n.\frac{Z}{F}$$

In this case, n usually refers to the total yield in numbers from a year class throughout its life which corresponds to the virtual population of Fry (1949). N then becomes an estimate of the initial size of the year class. Also of interest is the case when t = 1 year, so that $\frac{m}{T} = \frac{F}{Z}\left(1 - e^{-Z}\right)$ and m is then the number of recaptures in the first year only. This ratio is $\frac{F}{Z}$ referred to as the "rate of exploitation" (u) by Ricker (1958). In this case the sample size n can be thought of in two ways. If it refers to the number of a single year class caught during one year, then N becomes an estimate of the size of that year class at the beginning of the year. If, on the other hand, n refers to the numbers of all year classes caught in one year, then, excluding considerations of recruitment, N becomes an estimate of the population size at the beginning of that year.

The determination of population size from the virtual population using marking data to determine F and/or Z can therefore be thought of as the application of the Petersen method to the special case where the recaptures are made as the result of the commercial exploitation of the population.

The importance of this way of expressing the problem becomes apparent if the marking data are subject to any limitations that tend to reduce the number of marked fish reported. These can conveniently be classified in two ways :

(1) Type A errors. These reduce the numbers reported, either because the act of marking causes some fish to die immediately after marking, or because some of the marked fish recaptured are not reported.

(2) Type B errors. These reduce the numbers reported for any of the following reasons -

(a) if some fish lose their marksduring the experiment

(b) if the act of marking causes marked fish to die at a greater rate than unmarked fish during the course of the experiment

(c) if marked fish emigrate from the experimental area.

2.4.1. Type A errors only

If there are type A errors it means that either T or m is affected so that the ratio $^{m}/_{T}$ is biased and F and Z cannot both be determined from the reports of marked animals alone.

However, Type A errors do not affect the subsequent total mortality rate of marked animals as judged by the rate of decline of the numbers recaptured per unit time. It is therefore still possible to determine the total instantaneous mortality rate (Z) from the rate of decline of marked animals. Estimates of population size can then be made for a range of combinations of values of F and M.

A number of methods have been described for estimating the total mortality (or survival) rate from mark reports.

a. Jackson's (1939) formula (8 above) gives the proportion surviving from one occasion to the next.

If the successive periods of time are not equal to 1 year but to a period τ say, then this formula gives an estimate of r^{τ}.

Examples of the application of this method are given by Ricker (1958) and Cleaver (1963). Given r, Z can be calculated from the equation $Z = -\log_e r$.

b. Method a. gives an estimate of survival rate that is weighted by the numbers recaptured successive periods. An unweighted estimate can be obtained by plotting the natural logarithms of the numbers reported against the period in which they were recaptured. This gives a relationship with a slope equal to $-Z\tau$, from which Z may be determined. This method, which has been used by a number of authors is described in detail by Gulland (1964, Part I, 5).

Examples are given by Ricker (1958), Cleaver (1963), Dickie (1963) and Andersen and Bagge (1963).

c. In both methods a. and b. it is assumed that the rate of decline in recaptures is representative of the rate of decline of the surviving marked individuals. Strictly speaking this will only be true if the mortality rate is constant, and although the effects of changes in fishing effort, for example, can be allowed for by converting the numbers reported to numbers reported per unit of fishing effort, this is only an approximation. A method of estimating survival rates when both the survival rate and the rate of recapture vary quite arbitrarily from year to year is described by Robson (1963). For its application, individuals are marked and recaptured during successive periods, as indicated for 6 periods, for example, in Table 7.

Table 7

Period	1	2	3	4	5	6	Total recaptures
	T_1	m_{12}	m_{13}	m_{14}	m_{15}	m_{16}	m_1
		T_2	m_{23}	m_{24}	m_{25}	m_{26}	m_2
			T_3	m_{34}	m_{35}	m_{36}	m_3
				T_4	m_{45}	m_{46}	m_4
					T_5	m_{56}	m_5
Total Recaptures		C_2	C_3	C_4	C_5	C_6	

T_1 ..... T_5 are numbers marked in periods 1-5 respectively, m_{ij} is the number recaptured in period j out of the number (T_i) marked in period i.

m_i is the total number recaptured out of the number (T_i) marked in period i.

C_i is the total number recaptured in period i. The formula given by Robson (1963) for determining the survival rate S_i from period i to period i + 1 is

$$S_i = \frac{T_{i+1}}{T_i} \frac{m_i}{m_i + 1} \frac{\left[(m_1 + m_2 + \cdots\cdots m_i) - (C_2 + C_3 + \cdots\cdots C_{i+1})\right]}{\left[(m_1 + m_2 + \cdots\cdots m_i) - (C_2 + C_3 + \cdots\cdots C_i)\right]} \quad \cdots\cdots (9)$$

This is a maximum likelihood estimate, and estimators of variance and covariance are also given.

Example Calculate the survival rate from one occasion to the next from the data in Table 8.

Table 8

	1	2	3	4	
numbers tagged	1000	50 2000	20 80 3000	4 16 60	numbers recaptured

The first step in the calculation is to determine values of m_i and C_i (Table 9).

Table 9

1	2	3	4		
	50	20	4	74	m_1
		80	16	96	m_2
			60	60	m_3
	50	100	80		
	C_2	C_3	C_4		

Then $$S_1 = \frac{2000}{1000} \cdot \frac{74}{96} \cdot \frac{[74 - 50]}{74} = 0.5$$

$$S_2 = \frac{3000}{2000} \cdot \frac{96}{60} \cdot \frac{[74 + 96 - 50 - 100]}{[74 + 96 - 50]} = 0.4$$

S_3 cannot be determined from these data alone.

Relative fishing intensity :

Once the estimates of the survival rate have been obtained, some deductions can be made about the relative fishing intensities on each occasion. Consider the data in the previous example, for instance.

Let f_i be the fishing intensity (or more correctly the intensity of reporting of marked fish) on the i^{th} occasion.

Suppose that on the second occasion there are X_2 marked fish in the sea. Then by definition

$$f_2 X_2 = 50 \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (10)$$

On the third occasion there will be $S_2 X_2$ survivors from the X_2 marked fish previously alive.

Then, again by definition

$$f_3 S_2 X_2 = 20 \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (11)$$

Then, dividing (10) by (11) gives

$$\frac{f_2 X_2}{f_3 S_2 X_2} = \frac{50}{20}$$

so that $$\frac{f_2}{f_3} = \frac{50}{50} \cdot S_2$$

Finally, since $S_2 = 0.4$

$$\frac{f_2}{f_3} = \frac{50}{20}(0.4) = 1.0$$

The ratio of the fishing intensities on the second and third occasions appears to be unity.

d. Another approach is developed by Gulland (1955) who derives maximum likelihood estimates of the instantaneous fishing and natural mortality rates F and M. He shows that $\frac{\sum t_i}{m}$ is an unbiased estimate of $\frac{1}{Z}$ provided the experiment is continued until there is no longer any likelihood of getting further reports. As a first approximation, $\frac{m}{\sum t_i}$ could therefore be used as an estimate of Z. Here m is the total number reported and $\sum t_i$ is the cumulative time absent of these m individuals.

In practice, both sources of type A errors are likely to occur. In the first place it is likely that some fish will die immediately after marking This loss can however be determined by direct observation of marked fish immediately after marking, either in the aquarium or in suitable containers in the sea. Wherever possible, an experiment of this sort should be carried out as a subsidiary part of any marking programme. Estimates of the initial marking mortality can then be used directly to give a better estimate of the number of fish effectively marked.

Secondly, it is also probable that some marks will be lost when fishermen or shore handlers fail to detect, or simply to report them. Some allowance for this kind of loss can be made in the following way :

Suppose there are m marked fish caught in a given period. Some of these, "a" say, are detected by fishermen, while the remainder "b" pass through the hands of people ashore.

Of the "a" marks that fishermen detect only a proportion q_1 will be reported

$$\therefore \quad q_1 a = \text{number of marks reported by fishermen } (= m_f \text{ say})$$

Of the "b" marks that pass ashore, only q_2 will be reported

$$\therefore \quad q_2 b = \text{number of marks reported by shore workers } (= m_s \text{ say})$$

$\therefore$ total number of marks really recaptured will be

$$m = a + b$$

$$= \frac{m_f}{q_1} + \frac{m_s}{q_2} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (12)$$

Now, an estimate of q_2 can be made directly, by planting marked fish in a ship's catch either just before or just after it is landed.

An estimate of q_2 will be given by

$$q_2 = \frac{m_s}{b}$$

where b = number of marks planted in catch
and m_s = number reported by shore workers

A first estimate of the number of marked fish really recaptured will then be given by

$$m = m_f + \frac{m_s}{q_2} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (13)$$

if even an approximate idea of q_1 can be obtained, then of course equation (12) should be used.

Example Suppose fishermen report 50 marks and shore workers report 25. Suppose it is known that fishermen only report 90% of the marked fish they find and that shore workers only report 30% of the marked fish that pass through their hands

How many marked fish have really been recaptured?

Applying equation (12) gives

$$m = \frac{50}{0.90} + \frac{25}{0.30} = 56 + 83 = 139$$

2.4.2. Type B errors only

If marked fish are subject to any of the type B errors, then the total instantaneous mortality rate of marked fish will be an over-estimate of the normal rate.

It is still possible, however, to obtain estimates of F, the fishing mortality rate, free from this bias providing the excess mortality of marked animals is due only to type B errors, and not to a greater vulnerability to capture. Estimates of population size can then be

obtained for different values of the natural mortality rate M. There are two methods for estimating F from tagging data.

a. Gulland's (1955) maximum likelihood estimate of F is unaffected by Type B errors and is given by :

$$F = \frac{m^2}{T \sum t_i}$$

b. Beverton and Holt (1956) and Jones (1956) show that by plotting the natural logariths of the numbers recaptured against the number of the interval in which they are recaptured, a line with a slope of $-Z$ is obtained. The effect of type B errors is to over-estimate Z when estimated in this way. Such errors do not, however, alter the estimate of F that can be made from the intercept of this line on the ordinate at the point corresponding to zero time. Details and examples are given by Gulland (1964, Part I,5).

Paloheimo (1958) gives a modification of this method, an example of which is given by Dickie (1963).

In addition to the possibility of type A and type B errors occurring there may be other errors that can affect estimates both of fishing and total mortality. These are

(a) the possibility that marked and unmarked fish are not equally liable to capture, and

(b) the possibility that marked and unmarked fish are not uniformly mixed throughout the population.

These situations are considered by Gulland (1964, Part I, 5).

Examples

10 ... 100 fish were marked and fish were recaptured and reported after the following numbers of days at liberty :

5	10	29	31	55
5	25	14	47	45
29	15	17	55	63
17	16	28	43	75
16	18	5	38	81
14	19	6	41	82
12	24	35	36	75

determine F, M and Z by :

(a) plotting logarithms of the grouped numbers returned against time at liberty

(b) repeat using different grouping intervals, and

(c) using Gulland's (1955) formulae.

11 ... Out of 1500 fish marked the following numbers were recaptured in monthly intervals

months	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
numbers recaptured	60	50	60	30	40	32	40	28	25	25	21	19
months	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
numbers recaptured	15	14	16	13	12	8	10	7	6	8	7	4

Determine F and Z by

(a) using Gulland's (1955) formulae

(b) by plotting the logarithms of the numbers reported against period of recapture

(c) repeat (b) by grouping into different periods

(d) suppose it is known that the fishing intensity during the second year was 1.25 times as great as it was during the first year. Allow for this and repeat parts (a), (b) and (c) of the question

(e) suppose half of the marks reported each month were reported by fishermen and the other half by fish merchants and handlers on shore: what effect does this have on the estimates obtained in (a) - (d) above if it is known that shore based merchants and handlers only detect two thirds of the marks that pass through their hands?

(f) Suppose it is known from experimental results that only 60% of the fish marked survive for the first four days after marking. If this is allowed for what effect will it have on the estimates made in (a) - (e) above?

12 ... Repeat examples 10 and 11 given that

(a) two-thirds of the fish reported are reported by fishermen and that there is reason to believe that they represent only 80% of the marks that the fishermen actually discover

(b) suppose that in addition to the information given in (a) above, it is known by direct experiment that merchants and shore handlers only report 70% of the marks they detect.

13 ... Use the data in the following table for calculating survival rates using Robson's formula :

Period	1	2	3	4	5	6
	(1000)	5	4	1	2	1
		(2000)	16	5	7	2
			(1500)	9	13	3
				(2500)	35	10
					(1200)	7

The numbers in brackets are the number marked. The other numbers are the numbers actually reported as having been caught in each period.

Repeat the calculations just made after

(a) doubling the numbers reported for each of the periods 4 and 5

(b) doubling the number reported for period 3 and trebling the number for period 6.

What effect does this have on the survival estimates?

14 ... What conclusions can you reach concerning the relative fishing efforts in each period?

3. Estimating Growth from Marking Experiments

Providing the marking process does not interfere with the growth of the fish, marking results can provide valuable data for measuring growth. This can be especially important for those species that cannot be aged or that can only be aged with difficulty.

3.1 Fitting a growth curve to data representing equal time intervals

The basic requirements are, first to construct an age/length or age/weight curve, and second to determine the parameters of a curve that fits the data well. For the second purpose, the von Bertalanffy curve is now widely used and details and examples of methods of fitting this curve are given by Gulland (1964, Part I, 2).

3.2 Fitting a growth curve to data representing unequal time intervals

The methods described by Gulland (1964) are suited to the estimation of von Bertalanffy's growth parameters from growth data collected over equal time intervals. The growth increments of marked fish, however, extend over varying lengths of time and some modification of the usual method is required to deal with these data. A way of doing this has been described by Gulland and Holt (1959).

The basic von Bertalanffy equation is

$$\ell_t = L_\infty \left(1 - e^{-K(t - t_0)}\right)$$

where ℓ_t = the length at age t
and L_∞, K and t_0 are the growth parameters.

After a time interval a, the age will be t + a and the length will be

$$\ell_{t+a} = L_\infty \left(1 - e^{-K(t + a - t_0)}\right)$$

The growth increment can then be expressed by

$$\ell_{t+a} - \ell_t = L_\infty e^{-K(t - t_0)} \left(1 - e^{-Ka}\right)$$

Since the increments of marked fish will have occurred over varying time intervals they can be standardised to some extent by expressing them in terms of increments per unit time.

i.e. what is required is a quantity

$$y = \frac{\ell_{t+a} - \ell_t}{a}$$

and this is equal to

$$L_\infty e^{-K(t - t_0)} \frac{\left(1 - e^{-Ka}\right)}{a}$$

The next step is to relate this quantity to the average length during the growing period, i.e. to the length $\frac{\ell_{t+a} + \ell_t}{2}$. If this is called x

$$x = L \left[1 - \tfrac{1}{2} e^{-K(t - t_0)} \left(1 + e^{-Ka}\right)\right]$$

and on rearranging terms, one gets

$$L_\infty e^{-K(t - t_o)} = \frac{2(L_\infty - x)}{1 + e^{-Ka}}$$

Next, substituting the expression for y above, and rearranging terms gives

$$y = (L_\infty - x) \frac{2(1 - e^{-Ka})}{a(1 + e^{-Ka})}$$

Finally, putting $\frac{1}{2}Ka = b$ one gets the relationship

$$y = K(L_\infty - x) \frac{\tanh b}{b}$$

where $\tanh b = \left(\frac{1 - e^{-2b}}{1 + e^{-2b}}\right)$ [tanh - hyperbolic tangent]

or, alternatively

$$y \frac{b}{\tanh b} = K L_\infty - K x \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (14)$$

From equation (14) it is clear that if $y.\frac{b}{\tanh b}$ can be plotted against x, the result should be a straight line with a slope of -K and an intercept of KL_∞.

Example Estimate values of K, L_∞ and t_o from the data in Table 10

Table 10

a	l_t	l_{t+a}	y	x	b_1		
time of liberty (yrs.)	Length at release (cm.)	Length at recapture (cm.)	$\frac{l_{t+a} - l_t}{a}$	$\frac{l_{t+a} + l_t}{2}$	$\frac{1}{2}K_1 a$	$\frac{b_1}{\tanh b}$	$y.\frac{b_1}{\tanh b_1}$
0.5	9.1	16.9	15.6	13	0.05	1.0008	15.6
0.8	24.2	33.8	12.0	29	0.08	1.0021	12.0
1.0	41.5	50.5	9.0	46	0.10	1.0033	9.0
0.4	61.9	64.1	5.5	63	0.04	1.0005	5.5
1.2	74.2	77.8	3.0	76	0.12	1.0048	3.0

The data in the first three columns are the recapture details for five fish. y the increment per unit time, and x the mid point of each growing period are calculated as shown.

The next step is to plot y against x. The points will be found to lie on a straight line with a slope of -0.2. The first estimate of K which can be called K_1 is therefore 0.2.

Using this value for K, b_1 can be calculated for each fish and the values of $\frac{b_1}{\tanh b_1}$ can be calculated or looked up in the table given by Gulland and Holt (1959).

In the last column of Table 10 are shown the values of $\frac{y\, b_1}{\tanh b_1}$ for each fish.

In this example, the values of $\frac{b_1}{\tanh b_1}$ are so close to unity that the

values in the last column of Table 10 are effectively the same as those of y. If they had been different the procedure would be to plot $\frac{y\, b_1}{\tanh b_1}$ against x to obtain a new line with a new slope. The slope of this line would give a second estimate of $K(K_2)$ and the whole process could then be repeated until the estimates of K remained unchanged.

In practice, it should be noted that for values of b up to about 0.4, the values of $\frac{b}{\tanh b}$ remain close to unity so that a value of K can usually be obtained directly from the first plot of y against x, as in this example.

Estimating L_∞

When y is plotted against x, using the above data it is seen to cut the x axis at a length of 90 cm. In other words, at a length of 90 cm, the growth increment is zero, so that 90 cm is the required estimate of L_∞.

Estimating t_o

t_o cannot be estimated from the data given in Table 10 alone. It is also necessary to know the age of the fish at each of the 10 lengths recorded. If this is known, 10 values of t_o may be determined, one from each length and the values averaged to give a single value of t_o. Details are given by Gulland (1964, Part I, 2).

Examples

15 ... Determine the values of K and L_∞ from the following data :

Time of liberty (yrs)	Length at release (cm)	Length at recapture (cm)
0.50	42	46.5
0.65	31	38
1.50	36	51
0.40	49	52
0.55	46	51
0.80	33	42
1.00	57	62
0.50	54	57
0.70	43	49
0.60	51	54.5

16 ... Determine a value of t_o also, given that the ages of the 10 fish in example 15 were as follows :

Age at release (yrs)	Age at recapture (yrs)
3.0	3.5
2.0	2.65
2.5	4.0
3.8	4.2
3.45	4.0
2.2	3.0
5.0	6.0
4.5	5.0
3.1	3.8
4.0	4.6

4. The Determination of Dislocation (Movement) Parameters from Marking Experiments

The simplest way of demonstrating the pattern of dislocation of a group of recaptured marked fish is pictorially. The position of recapture of each fish can be plotted on a chart in relation to its positions of liberation and its mean direction and distance of travel can be indicated. The number of days at liberty can be indicated too against each recapture position if desired.

To do this for each fish individually is quite straightforward but there remains the problem of how to combine the values from individual fish so as to estimate the mean direction and velocity of travel as well as the coefficient of dispersion.

The values that can most usefully be determined are :

Ψ the mean direction of dislocation

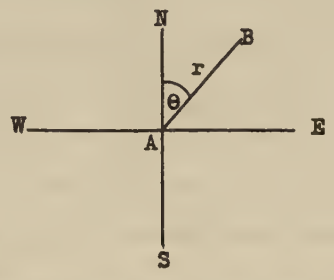
V the mean velocity in this direction

a^2 the mean square dispersion coefficient (Skellam 1951)

4.1 Direction of dislocation (Ψ)

A way of determining the mean direction of dislocation can best be appreciated from the following example :

Fig. 1



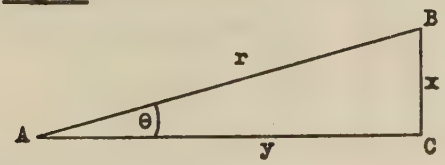
Consider the case of a single fish that has been liberated at the centre of some conveniently chosen set of co-ordinates (A) and that is subsequently recaptured at position B. The position of recapture can be represented within the co-ordinate system by giving it a displacement r and a direction θ. This method of representation is convenient in practice since r and θ are both values that can be informatively assigned to any recapture position.

For any one fish this method of representation is excellent but for more than one it is useful to transform to cartesian co-ordinates. If the axes of the reference system are labelled x and y according to the usual convention, it is easily seen that the displacement of a recaptured fish from the origin becomes

r sin θ along the x axis
and r cos θ along the y axis

That this is so can be demonstrated from the right angled triangle (ABC) in Fig. 2.

Fig. 2



since $\frac{x}{r} = \sin\theta$

it follows that $x = r \sin\theta$

Similarly $\frac{y}{r} = \cos\theta$

and therefore $y = r\cos\theta$

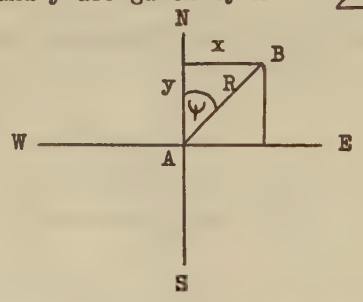
If there is more than one fish their total displacement along the x axis becomes

$$r_1 \sin\theta_1 + r_2 \sin\theta_2 + \ldots\ldots\ldots = \sum r \sin\theta$$

Similarly the total displacement along the y axis will be given by $\sum r \cos\theta$.

These two displacements, $\sum r \sin\theta$ and $\sum r \cos\theta$ can now be used to describe what is effectively the mean centre of density of the group as a whole. This is done by choosing a point B so that the values of x and y are given by $x = \sum r \sin\theta$ and $y = \sum r \cos\theta$ (see Fig. 3).

Fig. 3



Now let R be the overall group displacement AB and let its component of direction be given by the angle Ψ (Fig. 3).

It follows that since

$$\frac{x}{y} = \tan\Psi$$

that $$\tan\Psi = \frac{\sum r \sin\theta}{\sum r \cos\theta} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (15)$$

Example Determine the mean direction of dislocation from the data in Table 11.

Table 11

r	θ	t
5	58	18
50	150	60
20	230	30
30	335	45

The steps in the calculation are set out in Table 12.

Table 12

r (km)	θ°	t (days)	sin θ	cos θ	r sin θ	r cos θ	r^2/t
5	58	18	+.848	+.530	+ 4.24	+ 2.65	1.4
50	150	60	+.500	-.866	+25.00	-43.30	41.7
20	230	30	-.766	-.643	-15.32	-12.86	13.3
30	335	45	-.423	+.906	-12.69	+27.18	20.0
Totals		153			+ 1.23	-26.33	76.4

$$\sum r \sin\theta = 1.23$$

$$\sum r \cos\theta = -26.33$$

$\therefore$ from equation (15)

$$\tan \Psi = \frac{1.23}{-26.33} = -0.0467$$

a tangent of +0.0467 indicates an angle of 2.7°

$$\therefore \quad \Psi = 180 - 2.7 = 177.3^\circ$$

Note : Since $\sum r \sin\theta$ is positive and $\sum r \cos\theta$ is negative it follows that Ψ lies in the quadrant from 90° to 180°

4.2 Mean velocity of dislocation (V)

In Fig. 3 the overall displacement of the group as a whole is denoted by R. Now, the total time that will have elapsed while this was happening will be the sum of the periods of liberty of the individual fish. If these are t_1, t_2 etc. the total time of liberty can be denoted by $\sum t$.

It follows then that an estimate of V the displacement velocity of the group as a whole is given by $\frac{R}{\sum t}$ that is, by

$$V = \frac{\sqrt{(\sum r \sin\theta)^2 + (\sum r \cos\theta)^2}}{\sum t} \quad \ldots\ldots\ldots (16)$$

Example Determine a value of V from the data in Table 12

from equation (16)

$$V = \frac{\sqrt{(1.23)^2 + (-26.33)^2}}{153} = \frac{\sqrt{694.8}}{153}$$

$$= 0.17 \text{ km/day}$$

4.3 Mean square dispersion coefficient (a^2)

There is one more coefficient that is needed in order to describe the pattern of mark recaptures fully. That is, a parameter is needed to measure, in some way, the extent to which

individual fish move independently of one another. A high value of V and a low value of a^2 for instance would signify a real directional movement with a low rate of dispersion about the group mean. A low value of V and a high value of a^2 would be suggestive of random movement with comparatively little directional movement.

As a basis for the estimation of a dispersion coefficient the theoretical treatment by Skellam (1951) and Beverton and Holt (1957) of the physical theory of heat conduction has been employed. Details of the theory have already been published for the situation where the direction of movement (Ψ) is known beforehand (Jones 1959). It is only necessary here to refer to the result obtained there and then to consider its extension to the case where Ψ is unknown.

In the case where Ψ is known

$$a^2 = \frac{1}{n}\left\{\sum\frac{r^2}{t} - \frac{(\Sigma r\cos\theta)^2}{\Sigma t}\right\}$$

In this formula it is assumed that each value of θ is measured from the mean direction of movement. In other words, if θ is measured from some other convenient co-ordinate such as true north, it is $(\theta - \Psi)$ rather than θ that should be used in the equation above,

i.e.
$$a^2 = \frac{1}{n}\left\{\sum\frac{r^2}{t} - \frac{\left[\Sigma r\cos(\theta-\Psi)\right]^2}{\Sigma t}\right\}$$

For ease of computation it is desirable to eliminate Ψ from this equation. This can be done by making use of the trigonometrical formula

$$\cos(A - B) = \cos A\cos B + \sin A\sin B$$

so that

$$\Sigma r\cos(\theta-\Psi) = \cos\Psi\,\Sigma r\cos\theta + \sin\Psi\,\Sigma r\sin\theta$$

$$\therefore \left[\Sigma r\cos(\theta-\Psi)\right]^2 = \cos^2\Psi(\Sigma r\cos\theta)^2 + \sin^2\Psi(\Sigma r\sin\theta)^2 +$$

$$2\cos\Psi\sin\Psi\,\Sigma r\cos\theta\,\Sigma r\sin\theta$$

If it is next noted that

$$\tan\Psi = \frac{\sin\Psi}{\cos\Psi} = \frac{\Sigma r\sin\theta}{\Sigma r\cos\theta}$$

it follows that $\sin\Psi\,\Sigma r\cos\theta = \cos\Psi\,\Sigma r\sin\theta$

and $\therefore$ $2\cos\Psi\sin\Psi\,\Sigma r\cos\theta\,\Sigma r\sin\theta$

$= 2\cos^2\Psi(\Sigma r\sin\theta)^2$

$= \cos^2\Psi(\Sigma r\sin\theta)^2 + \sin^2\Psi(\Sigma r\cos\theta)^2$

$$\therefore \left[\Sigma r\cos(\theta-\Psi)\right]^2 = \left[\cos^2\Psi + \sin^2\Psi\right]\left[(\Sigma r\cos\theta)^2 + (\Sigma r\sin\theta)^2\right]$$

$$= (\Sigma r\cos\theta)^2 + (\Sigma r\sin\theta)^2$$

since $\cos^2\Psi + \sin^2\Psi = 1$

Finally therefore

$$a^2 = \frac{1}{n}\left\{\sum\frac{r}{t} - \frac{(\Sigma r\cos\theta)^2 + (\Sigma r\sin\theta)^2}{\Sigma t}\right\} \quad \ldots\ldots\ldots (17)$$

Example Determine a value of a^2 from the data in Table 12 from equation (17)

$$a^2 = \frac{1}{4}\left\{76.4 - \frac{694.8}{153}\right\}$$

$$= 18 \text{ km}^2/\text{day}$$

4.4 Significance of a^2

The mean square coefficient of dispersion (a^2) is really a compound parameter resulting from the product of ℓ, the mean distance travelled by each fish between each change of direction and v the average swimming speed of each fish.

In fact $a^2 = \ell . v$ or $\ell . \frac{\ell}{w} = \frac{\ell^2}{w}$

where w is the mean time required to swim a distance ℓ. The fact that the numerator is the square of a distance explains why a^2 is expressed in units such as km^2/day. The fact that it is a compound parameter results from the fact that a given rate of dispersion could arise because the fish were swimming slowly with infrequent changes of direction or rapidly with frequent changes. Without taking further considerations into account it is not possible to discriminate between these alternatives and this is why the dispersion coefficient has to be a compound one.

A numerical value of a^2 such as 4 km^2/day can be made us of in the following ways. First if $4.0 = a^2 = \ell . v$ a table of ℓ and v can be made up to satisfy this relationship. This is done in Table 13.

Table 13

(km)	v (km/day)
4	1
1	4
0.1	40
0.01	400

If an upper limit can be set to the likely mean swimming speed v, then a lower limit is automatically set to the value of ℓ.

Second, a numerical value of a^2 can be substituted in the following equation to determine the proportion of fish expected to lie within a given distance of the marking position after a given time.

The equation is

$$P(R, t) = 1 - \exp - \frac{R^2}{a^2 t} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots (18)$$

where P (R, t) signifies the proportion of fish lying within a circle of radius R, after time t.

More generally, the equation

$$P(R_1 R_2, t) = \exp - \frac{R_1^2}{a^2 t} - \exp - \frac{R_2^2}{a^2 t} \quad \ldots\ldots\ldots (19)$$

can be used to determine the proportion of fish lying between two circles with radii R_1 and R_2 respectively.

Examples

17 ... Determine the movement parameters for each of the following sets of data :

1			2			3		
r	θ	t	r	θ	t	r	θ	t
20	160	20	20	350	30	20	200	30
25	170	80	25	280	20	25	190	20
30	135	100	30	330	200	30	260	80
5	270	3	5	140	1	5	20	10
2	350	27	2	30	5	2	40	4

18 ... The recapture details of 10 fish are given below :

Distance (r)	Direction (θ)	Days absent (t)
0	-	100
50	40°	200
5	50°	75
10	90°	50
20	150°	100
5	200°	30
20	340°	50
100	45°	300
2	90°	200
20	100°	100

Determine the mean direction of movement, the mean travel speed and the mean square coefficient of dispersion.

19 ... Given that $a^2 = 10$, select suitable values of R and t to map out a dispersion curve using equations (18) and (19)

- - - - -

NOTE DU REDACTEUR

Pour les paramètres de population, on a utilisé ici, dans la mesure du possible, la terminologie et les notations du Vocabulaire multilingue et notation pour la dynamique des pêches, de S.J. Holt (FAO, 1960).

On trouvera ci-dessous la définition d'autres termes propres à la théorie et à la pratique du marquage:

Marque : objet fixé au poisson, ou mutilation, ou tout autre système permettant d'identifier individuellement le poisson.

(m_a) recapturés: poissons marqués pêchés.

(m_b) récupérés: poissons recapturés récupérés par les pêcheurs ou par toute autre personne manipulant les poissons.

(m_c) notifiés: poissons dont la récupération a été notifiée à l'organisme de recherche, que la marque soit renvoyée ou non.

(m_d) retournés: marques de poissons récupérés, renvoyées à l'organisme de recherche avec ou sans le poisson.

On a : $m_a \geqslant m_b \geqslant m_c \geqslant m_d$

L'UTILISATION DES DONNEES DU MARQUAGE DANS L'ANALYSE DES POPULATIONS DE POISSONS

1. La détermination du nombre d'individus d'une population d'après des expériences de marquage

On peut utiliser des expériences de marquage pour déterminer le nombre d'individus d'une population de poissons, et dans des cas idéals les principes mis en jeu sont extrêmement simples. Dans la pratique, parce que plusieurs ou toutes les assomptions implicites dans les théories les plus simples peuvent ne pas être valables, il faut employer des méthodes moins directes d'évaluation. Une assomption en particulier qui est rarement valable pour le poisson est que la mortalité des poissons marqués ou non est la même. Pour prendre cela en considération il est nécessaire d'envisager la théorie de l'évaluation en deux stades : d'abord, comment évaluer l'importance numérique de la population en admettant que les poissons marqués ou non ont la même mortalité; et ensuite, quelles considérations sont à envisager quand ces mortalités ne sont pas les mêmes.

Dans le traitement du sujet ci-dessous, la section 1 est consacrée à l'évaluation du nombre d'individus de la population en admettant des mortalités égales des poissons marqués ou non. La section 2 traite des difficultés surgissant lorsque ces mortalités sont différentes.

Dans le but d'évaluer numériquement une population les méthodes possibles peuvent être groupées comme suit :

(i) Situations dans lesquelles la population est si grande que l'on peut marquer seulement une partie minuscule des poissons présents. C'est la situation qui se présente généralement dans les pêches maritimes industrielles. Normalement la proportion de poissons marqués est si faible qu'il y a peu de probabilités de trouver un poisson marqué parmi les échantillons pêchés à n'importe quel moment. Au lieu de cela il faut s'appuyer sur les activités prolongées des pêcheurs industriels pour la recapture des poissons marqués.

Dans ce cas une méthode d'évaluation appropriée est celle de Petersen.

(ii) Dans quelques lacs et cours d'eau il peut être possible de marquer une proportion relativement plus grande de la population. On peut raisonnablement s'attendre alors à obtenir des poissons marqués parmi les échantillons pêchés spécialement dans ce but. Dans cette situation on peut essayer les méthodes de Schnabel, la méthode de la triple pêche de Bailey et les méthodes "positive" et "négative" de Jackson.

(iii) D'autres degrés de rafinement deviennent possibles quand une si grande proportion de la population peut être marquée que l'on peut raisonnablement s'attendre à ce qu'un animal marqué soit pêché d'une manière répétée. Les articles qui tiennent compte de cette possibilité sont plus mathématiques et ne sont pas traités ici. Jones (1964) donne un résumé des principaux articles sur ce sujet.

1.1 Méthode de Petersen

La méthode de Petersen consiste à marquer des animaux en une occasion et d'effectuer des prélèvements de recaptures en une seule occasion ultérieure. Supposons, par exemple, qu'il y ait une population de N poissons et que T poissons soient marqués. Quelle sera la probabilité de recapture ultérieure de l'un d'entre eux? La situation la plus simple se présente quand les poissons marqués sont distribués au hasard dans la population, ou quand l'apport de prélèvement est distribué au hasard. Si l'une de ces conditions s'applique, il faut s'attendre à ce que la proportion de poissons marqués dans un échantillon soit la même que la proportion de poissons marqués dans la population; par exemple, s'il y a m poissons marqués dans un échantillon de taille n, on peut s'attendre à ce que

$$\frac{m}{n} \text{ soit égal à } \frac{T}{N}$$

ainsi en redisposant les termes on a

$$N = \frac{nT}{m} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (1)$$

Exemple : Supposons que 1000 poissons marqués soient libérés dans un lac. Après quelques jours, pendant lesquels ces poissons se distribuent dans la population on prélève un échantillon de 500 poissons. Si cet échantillon contient 20 poissons marqués, combien y a-t-il de poissons dans le lac ?

Dans cet exemple $T = 1000$, $n = 500$, $m = 20$

ainsi d'après l'équation 1, $N = \frac{(500)(1000)}{20} = 25{,}000$ poissons

L'équation 1 donne une première estimation du nombre d'individus de la population. Dans la littérature, cette équation ne se trouve pas toujours sous cette forme simple parce qu'elle comporte une erreur systématique et doit être corrigée. La raison de la déviation est que la variable (m) se trouve au dénominateur de l'équation. Généralement, on suppose qu'un échantillon de grandeur fixe (n) est prélevé sur une population de N poissons. Le nombre de poissons marqués (m) est donc une variable dépendant du hasard. Alors, même si la valeur moyenne de m d'un certain nombre d'échantillons ne comporte pas d'erreur systématique, il ne s'en suit pas que la valeur de $(\frac{1}{m})$ qui est la position de m dans l'équation (1) donnera une estimation de l'inverse de m sans cette sorte d'erreur.

En d'autres termes

même si $\frac{m}{nT}$ donne une estimation sans erreur systématique de $\frac{1}{N}$

$\frac{nT}{m}$ ne donnera pas nécessairement une estimation de N sans cette erreur systématique.

La littérature donne un certain nombre de modifications de l'équation de base (1) pour compenser cette erreur systématique, le Tableau I les résume. Les équations (A) - (D) sont employées quand l'échantillonnage est "direct". C'est-à-dire par échantillonnage jusqu'à ce qu'une grandeur prédéterminée d'échantillon (n) ait été obtenue. Une autre procédure, appelée échantillonnage "inverse", est de continuer l'échantillonnage jusqu'à ce qu'un nombre prédéterminé d'animaux marqués ait été récupéré. L'équation appropriée pour cette situation est donnée en (E) au Tableau 1.

Tableau 1

Formules pour évaluer le nombre d'individus (N) d'une population selon la méthode de Petersen

Référence	Type d'échantillonnage	Evaluation de	
		Nombre d'individus (N)	Variante de (N)
A. Bailey, 1951	Direct	$N = \frac{Tn}{m}$	$\text{var } N = \frac{T^2 n (n-m)}{m^3}$
B. "	Direct	$N = \frac{T(n+1)}{m+1}$	$\text{var } N = \frac{T^2 (n+1)(n-m)}{(m+1)^2 (m+2)}$
C. Chapman, 1951	Direct	$N = \frac{(T+1)(n+1)}{m+1}$	$\text{var } N = N^2\left[\frac{N}{nT} + 2\left(\frac{N}{nT}\right)^2 + 6\left(\frac{N}{nT}\right)^3\right]$
D. Schaefer, 1951	Direct	$N = \frac{(n+1)(T+1)-1}{m+1}$	not given
E. Bailey, 1951 Chapman, 1952	Inverse	$N = \frac{n(T+1)}{m} - 1$	$\text{var } N = \frac{(T-m+1)(N+1)(N-T)}{m(T+2)}$

Des exemples d'évaluation de population en utilisant la méthode de Petersen sont ceux donnés par Ricker (1958), Hancock (1963), Le Cren et Kipling (1963), Sato (1938) et Simpson (1963).

La raison de l'extrême simplicité de la méthode de Petersen réside dans les assomptions sur lesquelles elle est basée. On y a déjà rapporté le fait que les poissons ou l'effort d'échantillonnage doivent être distribués au hasard. Il est aussi assumé que les animaux marqués et non marqués sont également susceptibles d'être pêchés et que le rapport $\frac{T}{N}$ est constant pendant la période où les recaptures sont effectuées.

L'assomption que les animaux marqués ou non sont également susceptibles d'être capturés est importante, et si elle est inexacte, les évaluations de population présenteront une erreur systématique (Carlander et Lewis, 1948, Junge, 1963). Anderson et Bagge (1963) décrivent comment des plies marquées avec des disques de Petersen on été prises dans des mailles d'où autrement elles se seraient échappées. Leurs chances de capture étaient ainsi augmentées et pour évaluer cette augmentation il a fallu utiliser un type différent de marques.

Par exemple, supposons que 1000 poissons soient marqués et que dans un échantillon de 200, 20 poissons soient recapturés. Cela suggère une population de

$$N = \frac{(1000)(200)}{20} = 10\ 000 \text{ poissons}$$

Supposons cependant que les poissons marqués soient plus facilement capturés dans la proportion de 10% que ceux non marqués, ce qui équivaut à dire qu'au lieu de 20 recapturés il y en aurait $\frac{20}{1,1} = 18$.

Une meilleure évaluation de la population serait donc :

$$N = \frac{(1000)(200)}{18} = 11\ 000 \text{ poissons}$$

Le postulat que $\frac{T}{N}$ est constant pendant la période où les recaptures sont effectuées est implicite dans l'équation de Petersen. Idéalement cette équation sera utilisée, avant qu'aucune mortalité de poissons marqués ou non ait eu le temps de se produire. Cependant la méthode n'est pas nécessairement restreinte de cette façon pourvu que le taux de mortalité et/ou d'émigration de poissons marqués ou non reste le même.

Par exemple, supposons qu'après une certaine période seulement une proportion de la population originale de N individus reste en vie dans la zone d'échantillonnage. Les pertes peuvent être dues à la mortalité ou l'émigration de la zone de marquage ou aux deux. Le nombre d'individus de la population est alors Np.

Pourvu que la proportion de poissons marqués qui restent soit aussi p, il s'ensuit que le rapport de poissons marqués aux poissons non marqués sera $\frac{Tp}{Np}$ donc équivalent à $\frac{T}{N}$.

S'il en est ainsi, l'équation (1) sera encore valable pour l'évaluation du nombre d'individus d'une population, bien que les poissons marqués puissent avoir été recapturés pendant une longue période. Il se produit une telle situation lorsque les poissons marqués sont recapturés par des pêcheurs industriels pendant une période de plusieurs années. Cependant en pratique, il est vraisemblable que la mortalité due au marquage puisse se produire à la fois au moment du marquage et ultérieurement, dans ce cas l'équation de Petersen sous sa forme la plus simple ne sera plus applicable. Cette situation sera examinée plus tard.

Si la recapture des animaux marqués se produit sur une assez longue période on doit tenir compte des changements dans le nombre d'individus de la population dus au recrutement ou à l'immigration. Si cela se produit N augmentera mais pas T, de cette façon que le rapport $\frac{T}{N}$ ne sera pas constant, mais diminuera. La situation la plus simple est celle dans laquelle les recrues ou immigrants peuvent être distingués de la population originale par leur taille ou tout autre caractère. S'il en est ainsi, ils peuvent être exclus de l'échantillon de n individus et alors on peut appliquer la formule de base de Petersen.

Si les recrues ou les immigrants ne peuvent pas être exclus, une autre procédure due à Parker (1955) peut être adoptée. Cette méthode est basée sur le fait qu'un déclin de la proportion de poissons marqués dans la population se reflète dans un déclin de la proportion de poissons marqués dans les échantillons.

$$\text{p. ex. si } \frac{T}{N} \text{ décline } \quad \frac{m}{n} \text{ décline aussi.}$$

La méthode de Parker consiste donc à figurer le rapport $\frac{m}{n}$ en fonction du temps. Une courbe tracée passant par ces points a une pente négative et si $\frac{m}{n}$ elle est extrapolée jusqu'au temps zéro elle a un point d'intersection avec l'axe qui représente la valeur de $\frac{m}{n}$ au moment du marquage. Cela représente naturellement $\frac{m}{n}$ avant que tout recrutement ou immigration ait eu le temps de se produire et ainsi est la valeur à utiliser dans l'équation (1). Cette méthode a été employée par Hancock (1963) pour évaluer le nombre d'individus de populations de buccins.

Dans un article plus récent (Parker, 1963), Parker souligne une méthode d'évaluation réelle du taux de recrutement en utilisant un modèle dans lequel le taux de recrutement est supposé constant pendant l'expérience. Un système d'équation est dérivé pour évaluer le nombre d'individus de la population, le taux de mortalité et le taux de recrutement. Elles ne peuvent pas être résolues algébriquement mais la solution peut être obtenue en utilisant la technique numérique appropriée.

1.2 Le nombre de poissons marqués nécessaire

Une des première choses qui doit être déterminée avant que la méthode de Petersen puisse être appliquée est le nombre de poissons marqués nécessaire. Pour ce faire il faut connaître la variance des estimations de N obtenues par la méthode de Petersen. Divers auteurs ont fait des estimations de cette variance et ils ont élaboré des corrections de la formule de base de Petersen et leurs estimations figurent dans le Tableau 1.

Considérons la première de ces estimations par exemple

$$\text{var } N = \frac{T^2 n(n-m)}{m^3}$$

qui est égale à $\left(\frac{Tn}{m}\right)^2 \left(\frac{1 - \frac{m}{n}}{m}\right)$

mais puisque $\frac{Tn}{m} = N$

$$\text{var } N = \frac{N^2}{m} \left(1 - \frac{m}{n}\right)$$

En outre, si $\frac{m}{n}$ est très petit, comme c'est souvent le cas, il peut être ignoré, laissant comme première approximation.

Il s'en suit que la déviation standard de N sera donnée par

$$\text{S.D. } N = \frac{N}{\sqrt{m}}$$

Les limites de confiance pour une estimation de N peuvent donc être définies par

$$\hat{N} \pm \frac{t\hat{N}}{\sqrt{m}}$$

dans laquelle $\hat{N}$ est une estimation de N et t est la valeur appropriée de t, déterminée par les tableaux statistiques. Si pour des limites de confiance de 95%, t est pris comme première approximation égal à 2,0, ces limites deviennent

$$\hat{N} \pm \frac{2\hat{N}}{\sqrt{m}}$$

ou

$$\hat{N}\left(1 \pm \frac{2}{\sqrt{m}}\right)$$

Supposons par exemple, qu'il soit nécessaire que les limites de N de 95% ne doivent pas dépasser 10% de chaque côté de sa valeur estimée,

alors $1 + \frac{2}{\sqrt{m}}$

doit être rendu égal à 1,10

ainsi $\frac{2}{\sqrt{m}} = 0.10$

et donc $m = 400$

Cela signifie que si les limites de confiance doivent avoir des limites de ± 10% du nombre d'individus de la population, il est nécessaire de prévoir un programme de marquage et de récupération pour obtenir au moins 400 poissons marqués recapturés.

En utilisant n'importe quelle formule du tableau 1 pour la variance de N on obtient la même conclusion.

Exemples

1 ... (a) 1000 poissons sont marqués et ultérieurement dans un échantillon de 5000 poissons on en trouve 10 marqués.

Evaluez le nombre d'individus de la population N, en utilisant différentes formules

(b) Evaluez la variance, la déviation standard et les limites de chacune des évaluations de N.

2. ... Répétez les calculs du premier exemple en utilisant les données suivantes et en utilisant seulement la formule simple de Bailey

Nombre de poissons marqués	Nombre d'individus dans l'échantillon	Nombre de recaptures
1 000	5 000	100
10 000	50 000	1 000
100	5 000	5

3. ... Confirmez que dans chaque exemple la déviation standard de N est égale approximativement à $\frac{N}{\sqrt{m}}$, dans laquelle m est le nombre de recaptures.

4 ... 1 000 poissons sont marqués et pendant l'année suivante les pêcheurs industriels renvoient 60 marques. Les quantités débarquées pendant l'année sont de 1 000 tonnes.

Calculez le nombre d'individus de la population de poissons au début de l'année, étant donné qu'il y a 6 000 poissons dans une tonne.

5. ... Quelles sont les limites de cette estimation ?

1.3 La méthode de Schnabel

La méthode de Petersen traite de la situation dans laquelle le marquage et les recaptures sont effectués chacun une fois seulement. Il peut arriver qu'une série d'expériences de marquage et de recapture soit envisagée et dans ce cas une méthode d'analyse proposée par Schnabel (1938) peut mieux convenir.

Supposons qu'en plusieurs occasions des échantillons de ni poissons soient prélevés et que chaque fois on marque ceux qui ne l'étaient pas. Que Ti représente le nombre de poissons marqués au moment précédent juste le prélèvement d'un échantillon de ni poissons. Soit mi le nombre de poissons déjà marqués de l'échantillon.

Ensuite Schnabel donne l'équation suivante du maximum de vraisemblance pour l'évaluation du nombre d'individus N de la population.

$$\sum \left(\frac{ni\ Ti - mi\ N}{N - Ti} \right) = 0$$

Cette équation peut être résolue pour N, la grandeur de la population par les méthodes numériques (De Lury, 1951). Une résolution algébrique est possible aussi si différentes suppositions sont faites. Schnabel a considéré en particulier le cas dans lequel le nombre de poissons marqués (Ti) se trouve être négligeable par rapport à la grandeur de population N. S'il en est ainsi, l'équation peut être simplifiée pour donner l'évaluation suivante de N.

$$N = \frac{\sum ni\ Ti}{\sum mi} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (2)$$

Chapman (1952) a suggéré qu'une meilleure évaluation serait

$$N = \frac{\sum ni\ Ti}{\sum mi + 1} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (3)$$

alors que Schumacher et Eschmeyer (1943) suggéraient qu'il faudrait donner plus d'importance aux nombres de recaptures de grands marquages plutôt qu'à ceux de petits.

En fait ils ont suggéré

$$N = \frac{\sum ni\ Ti^2}{\sum mi\ Ti} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (4)$$

Exemple : Le Tableau 2 montre les nombres de marquages et de recaptures dans une série d'opérations

Tableau 2

Cas	1	2	3	4	5
Nombre d'individus marqués	1 000	2 000	1 000	5 000	-
Individus dans les échantillons (ni)	-	500	300	200	600
Recaptures (mi)	-	7	8	110	48

Calculez le nombre d'individus de la population en utilisant les équations (2) et (4).

Le premier stade est de calculer les nombres de poissons marqués (ti) en mer avant la pêche de chaque échantillon.

Cela est fait dans le tableau 3 où les autres stades intermédiaires des calculs sont aussi montrés en détail.

Tableau 3

Cas 1	2	3	4	5	Total
Ti	1.000	3.000	4.000	9.000	
ni	500	300	200	600	
mi	7	8	10	48	73
ni Ti	5×10^5	9×10^5	8×10^5	54×10^5	76×10^5
ni Ti^2	5×10^8	27×10^8	32×10^8	486×10^8	550×10^8
mi Ti	7×10^3	24×10^3	401×10^3	432×10^3	503×10^3

Pour l'application de l'équation (2) on trouve que

$$\sum ni\ Ti = 76 \times 10^5$$

$$\sum mi = 73$$

et

$$N = \frac{76 \times 10^5}{73} = 1{,}04 \times 10^5$$

Pour l'application de l'équation (4) on trouve que

$$\sum ni\ Ti^2 = 550 \times 10^8$$

$$\sum mi\ Ti = 503 \times 10^3$$

et

$$N = \frac{550 \times 10^8}{503 \times 10^3} = 1{,}09 \times 10^5$$

Il peut ressortir des équations (2) - (4) que la méthode de Schnabel est juste un moyen pour combiner les résultats de plusieurs jeux de données simultanées du type Petersen. Cependant il faut aussi considérer que cette méthode ne compense pas la mortalité ou le recrutement pendant la durée de l'expérience. Le postulat fondamental est en fait que N est constant pendant toute la période où les individus sont marqués et recapturés. Elle convient donc particulièrement pour évaluer le nombre de poissons dans un étang ou un lac à un moment particulier. Elle n'est donc pas strictement applicable pour évaluer le nombre de poissons dans la mer si les recaptures sont faites par des pêcheurs industriels pendant une longue durée.

Chapman (1954) donne une extension de la méthode de Schnabel dans laquelle la mortalité est compensée. Il est supposé que le marquage et la recapture sont effectués chacun dans une série de cas et que la mortalité est la même pour les poissons marqués ou non. En utilisant la méthode de maximum de vraisemblance, on dérive deux équations pour donner les évaluations par des méthodes numériques du taux de survivance et du nombre au moment du premier marquage.

1.4 Méthode de la triple pêche

Une autre méthode souvent citée dans la littérature bien que limitée par un certain nombre de postulats est la méthode de la "triple pêche" (Bailey, 1951).

Cette méthode traite du cas spécial dans lequel les poissons ont été pêchés en trois opérations seulement. Dans la première et la seconde opérations on marque les nombres de poissons T_1 et T_2 respectivement, dans la seconde et la troisième opérations on pêche des échantillons de n_2 et n_3 individus respectivement; les nombres de recaptures pendant ces dernières opérations étant m_{12} et $(m_{13} + m_{23})$ respectivement.

Tableau 4

Opérations	1	2	2	
Nombre d'individus marqués (Ti)	T_1	m_{12} T_2	m_{13} m_{23}	nombres recapturés (mij)
Nombre d'individus dans les échantillons (ni)		n_2	n_3	

Dans la troisième opération, les poissons marqués peuvent provenir du premier ou du second groupe de poissons marqués. Ils sont distingués respectivement par m_{13} et m_{23}.

D'après ces données, Bailey montre qu'il est possible de faire les évaluations suivantes :

P_1 la proportion de la population initiale qui survit de la première à la seconde opération

N_2 le nombre d'individus de la population à la seconde opération et R_2 l'augmentation proportionnée de la population entre la seconde et la troisième opérations due au recrutement et/ou à l'immigration.

Les formules sont :

$$P_1 = \frac{T_2\, m_{13}}{T_1\, m_{23}} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (5)$$

$$N_2 = \frac{T_2\, n_2\, m_{13}}{m_{12}\, m_{23}} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (6)$$

$$R_2 = \frac{n_3\, m_{12}}{n_2\, m_{13}} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (7)$$

La démonstration de la validité de ces formules est simple.

D'abord la proportion de survivance de la première à la seconde opération (P_1): pour la déterminer, on relève que pour l'opération 2 il y a deux groupes de poissons marqués dans la mer. Ce sont d'abord les survivants des premiers poissons marqués T_1 pendant la première opération, c'est-à-dire par définition il y a $P_1\, T_1$ de ces poissons. Il y a aussi les poissons T_2 réellement marqués pendant la seconde opération.

La nouvelle étape de l'argument est de noter que lors de la troisième opération m_{13} poissons sont recapturés des poissons $P_1\, T_1$, et m_{23} sont recapturés des poissons T_2.

Il s'en suit donc que

$$\frac{m_{13}}{P_1 T_1} = \frac{m_{23}}{T_2}$$

ainsi $$P_1 = \frac{m_{13}\, T_2}{m_{23}\, T_1}$$ comme le donne (5) ci-dessus.

La validité des formules (6) et (7) est plus faiblement démontrée en considérant d'abord les valeurs prévues de m_{12}, m_{13} et m_{23}. Elles peuvent être déduites des données du Tableau 5.

Tableau 5

Cas	1	2	3
Nombre d'individus de la population	N_1	N_2	N_3
Nombre d'individus de l'échantillon	n_1	n_2	n_3
Poissons marqués survivants	T_1	$P_1 T_1$	$P_1 P_2 T_1$
		T_2	$P_2 T_2$

Ici P_1 et P_2 sont utilisés pour figurer les proportions survivant aux opérations 1 et 2 et 2 et 3 respectivement.

Les nombres prévus de recaptures peuvent maintenant être déduits en utilisant la relation fondamentale du type de Petersen

$$E(m) = \frac{n\, T}{N}$$

dans laquelle E(m) représente la valeur "prévue" de m, le nombre de poissons marqués

ensuite $$E(m_{12}) = \frac{n_2 P_1 T_1}{N_2}$$

$$E(m_{13}) = \frac{n_3 P_1 P_2 T_1}{N_3}$$

$$E(m_{23}) = \frac{n_3 P_2 T_2}{N_3}$$

Ces formules peuvent maintenant être remplacées dans les équations (6) et (7). Prenant l'équation (6) la première

$$\frac{T_2 n_2 m_{13}}{m_{12} m_{23}} = \frac{T_2 n_2 n_3 P_1 P_2 T_1 N_2 N_3}{N_3 n_2 P_1 T_1 n_3 P_2 T_2} = N_2 \text{ comme désiré}$$

et prenant l'équation (7)

$$\frac{n_3 m_{12}}{n_2 m_{13}} - \frac{n_3 n_2 P_1 T_1 N_3}{N_2 n_2 n_3 P_1 P_2 T_1} = \frac{N_3}{P_2 N_2}$$

Cela montre que R_2 de l'équation (7) est le rapport du nombre de poissons réellement vivants pendant l'opération (3) au nombre de ceux qui auraient été vivants s'il n'y avait eu ni recrutement ni immigrations.

Exemple Les nombres suivants de poissons ont été marqués, prélevés et recapturés (individus marqués)

Nombres marqués lors des 1ère et 2ème opérations	Nombres prélevés lors des 2ème et 3ème opérations	Nombres marqués et recapturés lors des 2ème et 3ème op.
$T_1 = 200$	$n_2 = 300$	$m_{12} = 15$
$T_2 = 100$	$n_3 = 200$	$m_{13} = 5$
		$m_{23} = 10$

Estimez P_1, N_2 et R_2 en utilisant les équations (5) - (7)

Les valeurs données ci-dessus peuvent être remplacées directement dans ces équations

$$P_1 = \frac{100(5)}{200(10)} = 0,25$$

$$N_2 = \frac{100(300)(5)}{15(10)} = 1000$$

$$R_2 = \frac{200(15)}{300(5)} = 2,0$$

1.5 Méthodes "positive" et "négative" de Jackson

D'autres méthodes pour déterminer le nombre d'individus de la population, les taux de survivance, de naissance et immigration sont décrites par Jackson (1939). Dans sa méthode "positive" les animaux sont marqués une fois et des échantillons sont prélevés par la suite dans la population à des intervalles réguliers. Il est postulé que la grandeur N de la population reste constante alors que le nombre d'animaux marqués décline. Jackson procède à l'estimation du taux de survivance d'après le déclin dans la proportion d'animaux marqués dans chaque échantillon. Par exemple, si y_i est la proportion d'animaux marqués dans un échantillon à la ième opération

on a $$y_i = \frac{mi}{ni}$$

Alors la formule de Jackson pour déterminer (r) la proportion de survivance d'une opération à la suivante est

$$r = \frac{y_2 + y_3 + \ldots\ldots\ldots y_n}{y_1 + y_2 \ldots\ldots\ldots\ldots y_{n-1}} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots (8)$$

Etant donné (r), Jackson calcule la valeur de y_o, c'est à dire la proportion qui aurait été recapturée au moment de la libération.

Le nombre d'individus de la population (N) suit alors la formule fondamentale de Peterson et est

$$N = \frac{T}{y_o}$$

Mathématiquement cette procédure est semblable à celle suivie par Parker (1955). La différence est que Parker postule un T fixe et N augmentant. Là N est fixe mais T diminue.

Dans sa méthode "négative" Jackson considère en une seule opération les recaptures d'animaux marqués auparavant en une série d'opérations espacées régulièrement. La méthode de calcul est fondamentalement similaire à celle de sa méthode "positive".

Exemples

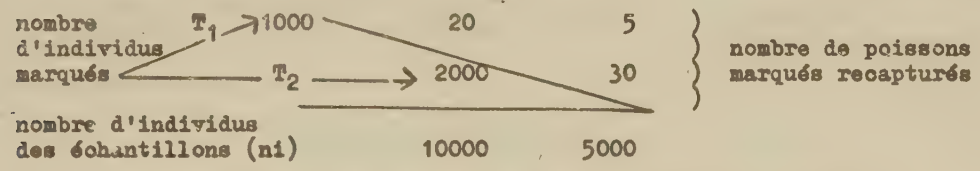
6 ... Evaluez N des données suivantes en utilisant la formule de Schnabel

Individus marqués dans chaque opération	5 000	1 000	2 000	1 000	
Nombre d'individus des échantillons (ni) à chaque opération		10 000	20 000	10 000	5 000
Nombre de recaptures à chaque opération (mi)		5	20	25	30

(Rappelez-vous de déterminer d'abord le nombre de poissons marqués vivants avant chaque opération d'échantillonnage (T_i))

7 ... Evaluez N d'après les données de l'exemple 6 en utilisant la formule de Schumacher et Eschmeyer.

8 ... Obtenez des évaluations du taux de survivance de la population et du taux de recrutement d'après les données suivantes en utilisant les formules de la triple pêche de Bailey.



9 ... Rététez (8) en utilisant les données des deux exemples suivants

1	2	3	1	2	3
100	5	5	1000	30	3
	300	5		3000	1
	10 000	500		10^6	10^5

Quelle signification peut-on accorder aux évaluations obtenues ?

2. Evaluation de la mortalité

Dans l'analyse des populations de poissons les mortalités sont extrêmement importantes. Elles définissent la relation entre les nombres d'individus de chaque groupe d'âge. Elles peuvent être utilisées pour définir la courbe de probabilité de vie d'une seule reproduction, ou pour établir la composition de l'âge stable d'un stock dans différentes conditions. Elles aident à définir la relation entre la pêche et le stock et jouent un rôle essentiel dans les méthodes utilisées couramment pour prédire les efforts de changement d'effort de pêche et de dimension des mailles sur les recaptures.

2.1 Mathématiques nécessaires pour l'évaluation de la mortalité

Il est nécessaire de connaître les logarithmes et les exponentielles pour les déterminations des coefficients de mortalité. Gulland (1964), 1ère partie, 1, donne des détails et des exemples.

2.2 Evaluation de la mortalité

Des détails et des exemples sont donnés par Gulland (1964, 1ère Partie, 4)

2.3 Combinaison des évaluations de mortalité

Il arrive fréquemment de disposer de données dont on peut tirer des évaluations de mortalité par trois moyens différents. Considérons par exemple les données du tableau 6.

Tableau 6

Année de prélèvement		Reproduction					
		1963	1962	1961,	1960	1959	1958
Captures / unité d'effort	1963	-	100	75	50	30	10
	1964	85	30	20	10	8	2

Ces données montrent les captures par unité d'effort de cinq reproductions en deux ans. On peut obtenir trois évaluations de survivance ou de mortalité

(1) Par comparaison directe des totaux

c'est-à-dire $S = \frac{(30 + 20 + 10 + 8 + 2)}{(100 + 75 + 50 + 30 + 10)} = 0,26$

et $Z = -\log_e 0,26 = 1,35$

La valeur de cette évaluation dépend exactement de ce qui est désiré. Si, par exemple, on a besoin d'une mesure de survivance (ou de mortalité) pour le stock dans son ensemble, une telle évaluation convient bien.

Autrement, on peut désirer connaître le taux moyen de survivance (ou de mortalité) pour chaque groupe d'âge, donnant autant de poids aux vieux poissons qu'aux jeunes. Dans ce cas deux autres méthodes se suggèrent d'elles-mêmes.

(2) (a) En déterminant les valeurs de S pour chaque reproduction et en en faisant la moyenne, c'est-à-dire,

$$\frac{1}{5}\left\{\left(\frac{30}{100}\right) + \left(\frac{20}{75}\right) + \left(\frac{10}{50}\right) + \left(\frac{8}{30}\right) + \left(\frac{2}{10}\right)\right\}$$

$$= 0,25$$

et $Z = -\log_e 0,25 = 1,39$

ou

(b) L'alternative est de déterminer les valeurs individuelles de Z et ensuite d'en faire la moyenne

soit $$-\frac{1}{5}\left\{\log_e\left(\frac{30}{20}\right) + \log_e\left(\frac{20}{75}\right) + \log_e\left(\frac{10}{50}\right) + \log_e\left(\frac{8}{30}\right) + \log_e\left(\frac{2}{10}\right)\right\}$$

La différence entre les résultats obtenus par les méthodes (2) (a) et (2)(b) est que la méthode (2)(b) donne une estimation à écart type minimum de Z, c'est-à-dire, une évaluation avec une variance plus faible et donc des limites de confiance plus étroites.

Le choix n'est donc pas entre trois méthodes mais entre deux, à savoir, entre les méthodes (1) et (2)(b).

Parfois il se présente des situations particulières quand les données obtenues pour les taux de mortalité sont négatives, c'est-à-dire quand il apparaît que les nombres augmentent réellement par suite de la variation de l'échantillonnage. Il peut arriver qu'un grand nombre de coefficients de mortalité instantanée aient été déterminés pour différentes reproductions et pendant différentes périodes, c'est-à-dire de janvier à janvier, de février à février et ainsi de suite. Etant donné un nombre suffisant d'évaluation, il y aura vraisemblablement des valeurs négatives. Pourvu qu'elles soient, dues seulement à la variation de l'échantillonnage elles doivent donc être incorporées quand on calcule une valeur moyenne. Les ignorer peut être équivalent à ignorer une partie de la distribution de Z et cela conduirait à surestimer la vraie valeur.

2.4 Evaluation de la mortalité d'après les marques notifiées

L'importance de la mortalité ou des taux de survivance dans l'évaluation de la grandeur de la population peut être déduite directement de l'équation type fondamentale de Petersen.

puisque $$N = n\,T/m$$

on peut aussi écrire

$$N = n \div \left(\frac{m}{T}\right)$$

maintenant, $\frac{m}{T}$ est la proportion d'animaux marqués qui sont recapturés pendant la période au cours de laquelle on prend l'échantillon de n individus. Si on fait des hypothèses sur le taux de déclin des individus marqués le rapport m/T peut être exprimé comme fonction de leur taux de mortalité instantanée Z, due en partie à la pêche (F) et en partie à des causes naturelles (M) et il est montré facilement que $\frac{m}{T} = \frac{F}{Z}\left(1 - e^{-Zt}\right)$,

dans laquelle t est la durée pendant laquelle on a pêché les m recapturés. Le cas est particulièrement intéressant quand t est infiniment long, auquel cas : $\frac{m}{T} = \frac{F}{Z}$

et $N = n.\frac{Z}{F}$

Dans ce cas, n se rapporte généralement au rendement total en nombres d'une classe d'âge pendant sa vie qui correspond à la population virtuelle de Fry (1949). N devient alors une évaluation de la grandeur initiale de la classe d'âge. Le cas dans lequel t = 1 an, est aussi intéressant, alors

$$\frac{m}{T} = \frac{F}{Z}\left(1 - e^{Zt}\right)$$

et m est donc le nombre de recaptures dans la première année seulement. Ce rapport est appelé le "taux d'exploitation" (n) par Ricker (1958). Dans ce cas le nombre d'individus dans l'échantillon ne peut être considéré de deux façons. S'il se réfère au nombre d'individus d'une seule classe d'âge pêchés en une année, N devient une évaluation du nombre d'individus de cette classe d'âge au début de l'année. Si, d'autre part, n se rapporte aux nombres de toutes les classes d'âge pêchées en un an, en excluant les considérations de recrutement, N devient une évaluation du nombre d'individus de la population au début de cette année.

La détermination du nombre d'individus de la population virtuelle en utilisant les données de marquage pour déterminer F et/ou Z peut donc être conçue comme l'application de la méthode de Petersen au cas spécial dans lequel les recaptures sont effectuées en résultat de l'exploitation industrielle de la population.

L'importance de cette manière d'exprimer le problème devient apparente si les données de marquage sont soumises à n'importe quelle limitation qui tend à réduire le nombre de poissons marqués notifiés. Elles peuvent être classées de deux façons:

(1) Erreurs du type A. Elles réduisent les nombres de marques notifiées, soit parce que l'opération de marquage provoque la mort de plusieurs poissons immédiatement après le marquage, soit parce que quelques-unes des marques recapturées ne sont pas notifiées.

(2) Erreur du type B. Elles réduisent les nombres de marques notifiées pour l'une des raisons suivantes :

(a) si quelques poissons perdent leurs marques pendant l'expérience

(b) si l'acte de marquage provoque la mort des poissons à un taux plus élevé que celui des poissons non marqués pendant l'expérience

(c) si les poissons marqués émigrent de la zone expérimentale.

2.4.1. Erreurs du type A seulement

S'il y a des erreurs du type A, cela signifie que T ou m est affecté ainsi le rapport m/T est entaché d'erreur systématique et F et Z ne peuvent pas être déterminés tous deux d'après les marques notifiées seulement.

Cependant, les erreurs du type A n'affectent pas le taux de mortalité instantanée totale d'animaux marqués telle qu'elle est déterminée par le taux de déclin des nombres de marques récupérées par unité de temps. Il est donc encore possible de déterminer le taux de mortalité instantanée totale (Z) d'après le taux de déclin des animaux marqués. Les évaluations du nombre d'individus de la population peuvent ensuite être faites pour une gamme de combinaison de valeurs de F et de M.

Un certain nombre de méthodes ont été décrites pour évaluer le taux de mortalité totale (ou de survivance) d'après les notifications de marques.

a. La formule de Jackson (1939) (8 ci-dessus) donne la proportion de survivants d'un cas au suivant.

Si les périodes de temps successives ne sont pas égales à 1 an mais à une période γ dirons-nous, alors cette formule donne une évaluation de $r\gamma$.

Ricker (1958) et Cleaver (1963) donnent des exemples d'application de cette méthode. Etant donné r, Z peut être calculé d'après l'équation $Z = -\log_e r$.

b. La méthode a. donne une évaluation du taux de survivance qui est pondérée par les nombres recapturés au cours de périodes successives. Une évaluation non pondérée peut être obtenue en construisant une courbe avec les logarithmes naturels des nombres notifiés en fonction de la période au cours de laquelle elles ont été recapturées. Cela donne une relation avec une pente égale à $-Z\gamma$, d'où Z peut être déterminé. Cette méthode, qui est utilisée par nombre d'auteurs est décrite en détail par Gulland (1964, 1ère partie, 5).

Ricker (1958), Cleaver (1963), Dickie (1963) et Andersen et Bagge (1963) donnent des exemples.

c. Dans les deux méthodes a. et b., on suppose que le taux de déclin des recaptures est représentatif du taux de déclin des individus marqués survivants. Strictement parlant ce sera vrai seulement si le taux de mortalité est constant, et bien que les effets des changements, dans l'effort de pêche, par exemple, puissent être compensés en convertissant les nombres notifiés en nombres notifiés par unité d'effort de pêche, c'est seulement une approximation. Une méthode d'évaluation du taux de survivance quand celui-ci et le taux de recapture varient tous deux, assez arbitrairement d'une année à l'autre est décrite par Robson (1963). Pour son application, les individus sont marqués et recapturés pendant des périodes successives, comme il est indiqué pour 6 périodes, par exemple, dans le Tableau 7.

Tableau 7

Périodes	1	2	3	4	5	6	Recaptures totales
	T_1	m_{12}	m_{13}	m_{14}	m_{15}	m_{16}	m_1
		T_2	m_{23}	m_{24}	m_{25}	m_{26}	m_2
			T_3	m_{34}	m_{35}	m_{36}	m_3
				T_4	m_{45}	m_{46}	m_4
					T_5	m_{56}	m_5
Recaptures totales		C_2	C_3	C_4	C_5	C_6	

T_1.....T_5 sont les nombres de poissons marqués respectivement dans les périodes 1-5, m_{ij} est le nombre de recaptures pendant la période j du nombre (T_i) d'individus marqués pendant la période i.
m_i est le nombre total recapturé du nombre (T_i) marqué pendant la période i.
C_i est le nombre total recapturé pendant la période i. La formule donnée par Robson (1963) pour déterminer le taux de survivance S_i de la période i à la période i + 1 est

$$S_i = \frac{T_i + 1}{T_i} \quad \frac{m_i}{m_i + 1} \quad \frac{\left[(m_1 + m_2 + \ldots\ldots\ldots m_i) - (C_2 + C_3 + \ldots . C_{i+1})\right]}{\left[(m_1 + m_2 + \ldots\ldots\ldots m_i) - (C_2 + C_3 + \ldots . C_i)\right]} \quad \ldots (9)$$

C'est une estimation de maximum de vraisemblance et les estimations de variance et covariance sont aussi données.

Exemple Calculez le taux de survivance d'un cas du suivant d'après les données du tableau 8

Tableau 8

	1	2	3	4	
Nombres marqués	1000	50	20	4	nombres recapturés
		2000	80	16	
			3000	60	

La première étape du calcul est de déterminer les valeurs de m_i et C_i (Tableau 9)

Tableau 9

1	2	3	4		
	50	20	4	74	m_1
		80	16	96	m_2
			60	60	m_3
	50	100	80		
	C_2	C_3	C_4		

Alors $S_1 = \frac{2000}{1000} \quad \frac{74}{96} \quad \frac{[74 - 50]}{74} = 0,5$

$S_2 = \frac{3000}{2000} \quad \frac{96}{60} \quad \frac{[74 + 96 - 50 - 100]}{[74 + 96 - 50]} = 0,4$

S_3 = ne peut pas être déterminé seulement d'après ces données.

Intensité relative de pêche :

Une fois les évaluations du taux de survivance obtenues, on peut faire quelques déductions concernant les intensités relatives de pêche dans chaque occasion. Considérez les données de l'exemple précédent,

Soit f_i l'intensité de pêche (ou plus correctement l'intensité de notification des poissons marqués) à la ième occasion.

Supposez qu'en la seconde occasion il y ait X_2 poissons marqués dans la mer. Alors par définition

$$f_2 X_2 = 50 \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots (10)$$

A la troisième occasion il y aura S_2X_2 survivants des poissons marqués X_2 vivant auparavant.

Alors, de nouveau par définition

$$f_3 S_2 X_2 = 20 \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots (11)$$

Ensuite, la division de (10) par (11) donne

$$\frac{f_2 X_2}{f_3 S_2 X_2} = \frac{50}{20}$$

ainsi que $\frac{f_2}{f_3} = \frac{50}{50} \quad S_2$

Finalement, puisque $S_2 = 0,4$

$$\frac{f_2}{f_3} = \frac{50}{20} (0,4) = 1,0$$

Le rapport des intensités de pêche à la seconde et la troisième occasions paraît être limité.

d. Un autre processus est développé par Gulland (1955) qui dérive les évaluations du maximum de vraisemblance des taux de mortalité instantanée due à la pêche et naturelle F et M. Il montre que $\frac{\Sigma t_i}{m}$ est une évaluation sans erreur systématique de $1/Z$ pourvu que l'expérience soit continuée jusqu'à ce qu'il ne soit plus vraisemblable de recevoir d'autres notifications ultérieures. Comme première approximation $\frac{n}{\Sigma t_i}$ pourrait donc être utilisé comme une évaluation de Z. Ici m est le nombre total notifié et Σt_i est le temps absent cumulatif de ces m individus.

En pratique il est vraisemblable que les deux sources d'erreur du type A se produisent. En premier lieu, il est vraisemblable que quelques poissons mourront immédiatement après le marquage. Cette perte peut cependant être déterminée par observation directe des poissons marqués immédiatement après cette opération, soit en aquarium, soit dans des récipients appropriés dans la mer. Partout où c'est possible, il faut effectuer une expérience de cette sorte en tant que partie subsidiaire de tout programme de marquage. Les évaluations de la mortalité initiale due au marquage peuvent être utilisées directement pour donner une meilleure évaluation du nombre de poissons marqués effectivement.

En second lieu, il est aussi probable que quelques marques seront perdues quand les pêcheurs ou le personnel à terre ne les détectera pas ou simplement ne les notifiera pas. On peut compenser partiellement cette perte de la façon suivante :

Supposons qu'il y ait m poissons marqués "pêchés" pendant une période donnée. Quelques-uns, disons "a" sont détectés par les pêcheurs, alors que le reste "b" passe dans les mains du personnel à terre.

Des marques "a" que les pêcheurs détectent, seule une proportion q_1 sera notifiée

$\therefore$ q_1 a = nombre de marques notifiées par les pêcheurs (disons = m_f)

Des marques "b" qui passent à terre, seulement q_2 seront notifiées.

$\therefore$ q_2 b = nombre de marques notifiées par le personnel à terre (disons = m_s)

$\therefore$ le total des marques notifiées sera

$$m = a + b$$

$$= \frac{m_f}{q_1} + \frac{m_s}{q_2} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots(12)$$

Maintenant on peut faire directement une évaluation de q_2 en introduisant les poissons marqués dans la pêche d'un bateau soit juste avant ou après son débarquement :

Une évaluation de q_2 sera donnée par

$$q_2 = \frac{m_s}{b}$$

dans laquelle b = nombre de marques introduit dans la pêche
et m_s = nombre notifié par le personnel à terre

Une première évaluation du nombre de marques réellement recapturées sera alors donnée par

$$m = m_f + \frac{m_s}{q_2} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots(13)$$

si même une idée approximative de q_1 peut être obtenue alors naturellement on devra utiliser l'équation (12).

Exemple Supposez que les pêcheurs notifient 50 marques et le personnel à terre 25. Supposez que l'on sache que les pêcheurs notifient seulement 90% des marques qu'ils trouvent et que le personnel à terre notifie seulement 30% des marques qui passent dans leurs mains.

Combien de poissons marqués ont été recapturés réellement ?

En appliquant l'équation (12) on a

$$m = \frac{50}{0,90} + \frac{25}{0,30} = 56 + 83 = 139$$

2.4.2 Erreurs du type B seulement

Si les poissons marqués sont sujets à n'importe quelle erreur du type B, alors le taux instantané de mortalité des poissons marqués sera une surestimation du taux normal.

Il est encore possible, cependant, d'obtenir des évaluations de F, le taux instantané de mortalité par pêche, sans cette erreur systématique, pourvu que l'excès de mortalité des animaux marqués soit dû seulement à des erreurs du Type B et non à une plus grande vulnérabilité à la capture. Les évaluations du nombre d'individus de la population peuvent ensuite être obtenues pour différentes valeurs du taux instantané de mortalité naturelle M. Il existe deux méthodes pour évaluer F d'après les données du

marquage.

a. L'évaluation du maximum de vraisemblance de F de Gulland (1955) n'est pas affectée par des erreurs du type B et est donnée par :

$$F = \frac{m^2}{T \sum t_i}$$

b. Beverton et Holt (1956) et Jones (1956) montrent qu'en mettant en graphique les logarithmes naturels des nombres de recaptures en fonction du nombre d'ordre de l'intervalle dans lequel ils ont été recapturés, on obtient une pente de $-Z$. L'effet d'erreurs du type B est de surestimer Z quand il est évalué de cette façon. Cependant, de telles erreurs n'altèrent pas l'évaluation de F qui peut être faite depuis l'intersection de cette ligne avec l'ordonnée au point correspondant au temps zéro. Gulland (1964, 1ère partie, 5) donne des détails et des exemples.

Palcheimo (1958) donne une modification de cette méthode, dont un exemple est fourni par Dickie (1963).

En plus de la possibilité que des erreurs des types A et B se produisent, il peut y avoir d'autres erreurs qui peuvent affecter les évaluations à la fois de la pêche et de la mortalité. Ce sont :

(a) la possibilité que les poissons marqués et non marqués ne soient pas également soumis à la pêche, et

(b) la possibilité que les poissons marqués et non marqués ne soient pas uniformément mélangés dans la population.

Ces situations sont traitées par Gulland (1964, 1ère partie, 5).

Exemples

10 ..... 100 poissons ont été marqués et les recaptures ont été effectuées et notifiées après les nombres suivants de jours de liberté :

5	10	29	31	55
5	25	14	47	45
29	15	17	55	63
17	16	28	43	75
16	18	5	38	81
14	19	6	41	82
12	24	35	36	75

Déterminez F, M et Z en :

(a) reportant les logarithmes des nombres groupés en fonction de la durée de la liberté,

(b) répétant l'opération en utilisant des groupements différents des intervalles, et

(c) utilisant les formules de Gulland (1955)

11 ..... Sur 1500 poissons marqués les nombres suivants ont été notifiés à des intervalles mensuels

mois	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
nombres recapturés	60	50	60	30	40	32	40	28	25	25	21	19
mois	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24

nombres recapturés 15 14 16 13 12 8 10 7 6 8 7 4

Déterminez F et Z en :

(a) utilisant les formules de Gulland (1955)

(b) reportant les logarithmes des nombres notifiés en fonction des périodes de recapture

(c) répétant (b) en groupant différemment les périodes

(d) supposez que l'on sache que l'intensité de la pêche pendant la seconde année était 1,25 fois plus grande que pendant la première. Compensez cela et répétez les parties (a),(b) et (c) de la question.

(e) supposez que la moitié des marques notifiées chaque mois étaient notifiées par des pêcheurs et l'autre moitié par des poissonneries et travailleurs à terre : quel effet cela aura-t-il sur les évaluations obtenues en (a) - (d) ci-dessus si l'on sait que les marchands et travailleurs à terre détectent seulement deux tiers des marques qui passent entre leurs mains ?

(f) Supposez que l'on sache d'après des résultats d'expérience que seulement 60% des poissons marqués survivent pendant les quatre premiers jours suivant le marquage. Si cela est compensé, quel effet cela aura-t-il sur les évaluations faites en (a) - (e) ci-dessus ?

12 ... Répétez les exemples 10 et 11 étant donné que :

(a) deux tiers des marques notifiées le sont par des pêcheurs et il y a des raisons de croire qu'elles représentent seulement 80% des marques que les pêcheurs trouvent réellement.

(b) supposez qu'en plus de l'information donnée ci-dessus en (a), on sache par expérience directe que les marchands et le personnel à terre notifient seulement 70% des marques qu'ils trouvent

13 ... Utilisez les données du tableau suivant pour calculer les taux de survivance en utilisant la formule de Robson

Période	1	2	3	4	5	6
	(1000)	5	4	1	2	1
		(2000)	16	5	7	2
			(1500)	9	13	3
				(2500)	35	10
					(1200)	7

Les nombres entre parenthèses sont les nombres marqués. Les autres nombres sont les nombres de poissons marqués réellement notifiés comme ayant été pêchés dans chaque période.

Répétez les calculs faits juste après :

(a) en doublant les nombres notifiés pour chacune des périodes 4 et 5

(b) en doublant les nombres notifiés pour la période 3 et en triplant le nombre pour la période 6.

Quel effet cela a-t-il sur les évaluations de survivance ?

14 ... Quelles conclusions pouvez-vous atteindre concernant les efforts de pêche relatifs dans chaque période ?

3. Evaluation de la croissance d'après les expériences de marquage

A condition que l'opération du marquage ne trouble pas la croissance des poissons, les résultats du marquage peuvent fournir des données valables pour mesurer la croissance. Cela peut être spécialement important pour les espèces dont l'âge ne peut être connu ou qui ne peut l'être qu'avec difficulté.

3.1 Adapter une courbe de croissance à des données représentant des intervalles de temps égaux

Les exigences fondamentales sont : d'abord de construire une courbe âge/longueur ou âge/poids, et ensuite de déterminer les paramètres d'une courbe qui suit bien les données. Pour le second but la courbe de von Bertalanffy est maintenant largement utilisée, et Gulland (1964, 1ère partie, 2) donne des détails et exemples de méthodes d'adaptation de cette courbe.

3.2 Adapter une courbe de croissance à des données représentant des intervalles inégaux de temps

Les méthodes décrites par Gulland (1964) conviennent à l'évaluation des paramètres de croissance de von Bertalanffy d'après les données de croissance recueillies pendant des intervalles de temps égaux. Cependant la croissance en longueur des poissons marqués porte sur des durées variables et il faut apporter des modifications à la méthode habituelle de traitement de ces données. Gulland et Holt (1959) ont décrit une façon de le faire.

L'équation fondamentale de von Bertalanffy est

$$l_t = L_{oo}\,(1 - e^{-K(t - t_o)})$$

dans laquelle l_t = la longueur à l'âge t
et L_{oo}, K et t_o sont les paramètres de croissance.

Après un intervalle de temps a, l'âge sera t + a et la longueur sera

$$l_{t+a} = L_{oo}\,(1 - e^{-K(t + a - t_o)})$$

L'augmentation en longueur peut alors être exprimée par

$$l_{t+a} - l_t = L_{oo}\,e^{-K(t-t_o)}(1 - e^{-Ka})$$

Puisque les augmentation en longueur de poissons marqués se seront produites pendant des intervalles de temps variables, elles peuvent être standardisées jusqu'à un certain point en les exprimant en termes d'augmentation par unité de temps.

C'est-à-dire ce qu'il faut est une quantité

$$y = \frac{l_{t+a} - l_t}{a}$$

et cela est égal à

$$L_{oo}\,e^{-K(t-t_o)}\left(\frac{1 - e^{-Ka}}{a}\right)$$

L'étape suivante est de mettre en relation cette quantité avec la longueur moyenne pendant la période de croissance, c'est-à-dire avec la longueur

$\frac{l_{t+a} + l_t}{2}$ Si elle est appelée x

$$x = L\left[1 - \tfrac{1}{2}e^{-K(t - t_o)}\,(1 + e^{-Ka})\right]$$

et en réarrangeant les termes on obtient

$$L_{oo}\,e^{-K(t-t_o)} = \frac{2(L_{oo} - x)}{1 + a^{-Ka}}$$

Ensuite en remplaçant l'expression par y ci-dessus et en réarrangeant les termes on obtient

$$y = \frac{(L_{oo}-x)\ 2(1-e^{-Ka})}{a(1+e^{-Ka})}$$

Finalement en posant ½ Ka = b on obtient la relation

$$y = K(L_{oo} - x)\ \frac{\tanh b}{b}$$

dans laquelle

$$\tanh b = \frac{1 - e^{-2b}}{1 + e^{-2b}}$$ [tanh - tangente hyperbolique]

ou alternativement

$$y\ \frac{b}{\tanh b} = K\ L_{oo}\ ^{-K_x} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ (14)$$

D'après l'équation (14) il est clair que si $y\ \frac{b}{\tanh b}$ peut être porté sur une courbe en fonction de x, le résultat doit être une droite avec une pente de -K et une intersection avec KL_{oo}.

Exemple Evaluez K, L_{oo} et t_o d'après les données du tableau 10.

Tableau 10

a	$\lceil t$	$\lceil t + a$	y	x	b_1		
durée de liberté (années)	longueur à la libération (Cm)	longueur à la recapture (cm)	$\frac{\lceil t + a - \lceil t}{a}$	$\frac{\lceil t+a+\lceil t}{2}$	$\frac{1}{2}K_1 a$	$\frac{b_1}{\tanh b}$	$y\ \frac{b_1}{\tanh b_1}$
0,5	9,1	16,9	15,6	13	0,05	1,0008	15,6
0,8	24,2	33,8	12,0	29	0,08	1,0021	12,0
1,0	41,5	50,5	9,0	46	0,10	1,0033	9,0
0,4	61,9	64,1	5,5	63	0,04	1,0005	5,5
1,2	74,2	77,8	3,0	76	0,12	1,0048	3,0

Les données dans les trois premières colonnes sont les détails de recapture pour cinq poissons; y l'augmentation par unité de temps et x le point médian de chaque période de croissance sont calculés comme il est montré.

Le stade suivant est de tracer une courbe y/x. On trouvera les points sur une droite avec une pente de -0,2. La première évaluation de K qui peut être appelée K_1 est donc 0,2.

En utilisant cette valeur pour K, b_1 peut être calculé pour chaque poisson et les valeurs de $\frac{b_1}{\tanh b_1}$ peuvent être calculées ou prises dans le tableau donné par Gulland et Holt (1954).

Dans la dernière colonne du tableau 10 on donne les valeurs de $y\ \frac{b_1}{\tanh b_1}$ pour chaque poisson.

Dans cet exemple, les valeurs de $\frac{b_1}{\tanh b_1}$

sont si proches de l'unité que les valeurs dans la dernière colonne du tableau 10 sont effectivement les mêmes que celles de y. Si elles avaient été différentes la procédure serait de construire la courbe de $\frac{y\, b_1}{\tanh b_1}$ en fonction de x pour obtenir une nouvelle ligne avec une nouvelle pente.

La pente de cette ligne donnerait une seconde évaluation de K (K_2) et tout le processus pourrait ensuite être répété jusqu'à ce que les évaluations de K restent inchangées.

En pratique, il faut noter que pour des valeurs de b jusqu'à 0.4 environ, les valeurs de $\frac{b}{\tanh b}$ restent proches de l'unité, ainsi une valeur de K peut généralement être obtenue directement de la première courbe y/x, comme dans l'exemple.

Evaluation de L_{oo}

Quand on construit la courbe y/x en utilisant les données ci-dessus on voit qu'elle coupe l'axe des x à une distance de 90 cm. En d'autres termes, à une longueur de 90 cm, l'augmentation de longueur est zéro, donc 90 cm est la valeur demandée de L_{oo}.

Evaluation de t_o

t_o ne peut être évalué d'après les données du tableau 10 seul. Il est aussi nécessaire de connaître l'âge des poissons à chacune des 10 longueurs relevées. Si on sait cela, on peut déterminer 10 valeurs de t_o, une pour chaque longueur et en faisant la moyenne des valeurs on obtient une seule valeur de t_o. Des détails sont donnés par Gulland (1964, 1ère partie, 2)

Exemples

15 ... Déterminez les valeurs de K et de L_{oo} d'après les données suivantes :

Durée de liberté (année)	Longueur à la libération (cm)	Longueur à la recapture (cm)
0,50	42	46,5
0,65	31	38
1,50	36	51
0,40	49	52
0,55	46	51
0,80	33	42
1,00	57	62
0,50	54	57
0,70	43	49
0,60	51	54,5

16 ... Déterminez une valeur de t_o aussi, étant donné que les âges des 10 poissons de l'exemple 15 étaient les suivants :

Age à la libération (années)	Age à la recapture (années)
3,0	3,5
2,0	2,65
2,5	4,0
3,8	4,2
3,45	4,0
2,2	3,0
5,0	6,0
4,5	5,0
3,1	3,8
4,0	4,6

4. La détermination des paramètres de déplacement (mouvement) d'après les expériences du marquage

Le moyen le plus simple de démontrer le type de déplacement d'un groupe de poissons marqués recapturés est la représentation graphique. La position de recapture de chaque poisson peut être pointée sur une carte en relation à sa position à la libération et sa direction générale ainsi que la distance parcourue peuvent être indiquées. Le nombre de jours de liberté peut aussi être indiqué en relation avec la position de chaque recapture si on le désire.

Faire cela pour chaque poisson est assez direct mais il reste le problème de savoir comment combiner les données relatives à chaque poisson afin d'estimer la direction moyenne et la vitesse de déplacement ainsi que le coefficient de dispersion.

Les valeurs les plus utiles qui peuvent être déterminées sont :

Ψ La direction moyenne du déplacement

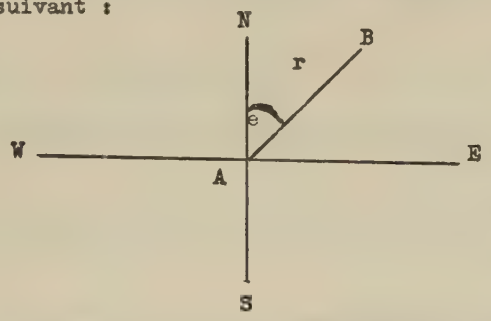
V La vitesse moyenne de déplacement dans cette direction

a^2 La moyenne des carrés du coefficient de dispersion (Skellam 1951)

4.1 Direction du déplacement (Ψ)

Une façon de déterminer la direction moyenne du déplacement peut être mieux appréciée d'après l'exemple suivant :

Fig. 1



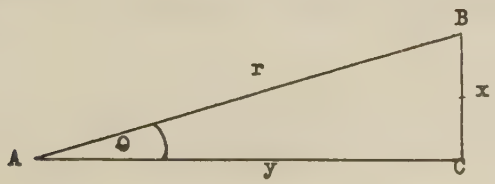
Considérez le cas d'un seul poisson qui a été libéré au centre de quelque système de coordonnées (A) bien choisi et qu'il soit choisi recapturé par la suite dans la position B. La position de recapture peut être représentée dans le système de coordonnées en lui donnant un déplacement r et une direction θ. Cette méthode de représentation convient dans la pratique puisque r et θ sont deux valeurs qui peuvent être attribuées à toute position de recapture.

Pour chaque poisson cette méthode est excellente mais pour plus d'un il est utile de passer à des coordonnées cartésiennes. Si les axes du système de référence sont appelés x et y selon les conventions habituelles, on voit facilement que le déplacement d'un poisson recapturé depuis l'origine devient

$r \sin \theta$ sur l'axe des y
et $r \cos \theta$ sur l'axe des y

Cela est démontré par le triangle rectangle (ABC) dans la fig 2.

Fig. 2



puisque $\frac{x}{r} = \sin \theta$

il s'en suit que $x = r \sin \theta$

De façon semblable $\frac{y}{r} = \cos \theta$

et donc $y = r \cos \theta$

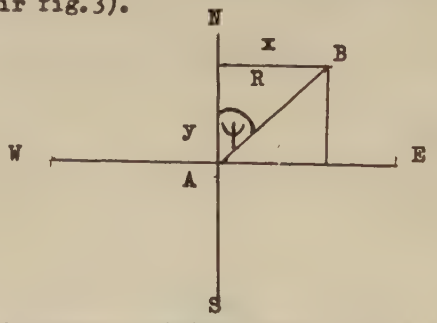
S'il y a plus d'un poisson leur déplacement total sur l'axe des x devient

$$r_1 \sin \theta_1 + r_2 \sin \theta_2 + \ldots\ldots\ldots\ldots = \Sigma r \sin \theta$$

De même manière le déplacement total sur l'axe des y sera donné par $\Sigma r \cos \theta$

Ces deux déplacement $\Sigma r \sin \theta$ et $\Sigma r \cos \theta$ peuvent maintenant être utilisés pour décrire ce qui est effectivement le centre moyen de densité du groupe dans son ensemble. Cela est obtenu en choisissant un point B tel que les valeurs de x et de y soient données par $x = \Sigma r \sin \theta$ et $y = \Sigma r \cos \theta$ (voir fig.3).

Fig.3



Maintenant si R est le déplacement général AB du groupe et que sa composante de direction est donnée par l'angle Ψ (Fig.3).

Il s'ensuit que puisque

$$\frac{x}{y} = \tan \Psi$$

que

$$\tan \Psi = \frac{\Sigma r \sin \theta}{\Sigma r \cos \theta} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots (15)$$

Exemple Déterminez la direction moyenne de déplacement d'après les données du tableau 11.

Tableau 11

r	θ	t
5	58	18
50	150	60
20	230	30
30	335	45

Les étapes du calcul sont établies dans le tableau 12.

Tableau 12

r (km)	θ	t (jours)	sin θ	cos θ	r sin θ	r cos θ	r^2/t
5	58	18	+,848	+,530	+ 4,24	+ 2,65	1,4
50	150	60	+,500	-,866	+25,00	-43,30	41,7
20	230	30	-,766	-,643	-15,32	-12,86	13,3
30	335	45	-,423	+,906	-12,69	+27,18	20,0
total		153			+ 1,23	-26,33	76,4

$$\sum r \sin \theta = 1,23$$

$$\sum r \cos \theta = -26,33$$

$\therefore$ de l'équation (15)

$$\tan \Psi = \frac{1,23}{-26,33} = -0,0467$$

une tangente de +0,0467 indique un angle de 2,7°

$$\therefore \Psi = 180 - 2,7 = 177,3°$$

Note : Puisque $\sum r \sin \theta$ est positif et $\sum r \cos \theta$ est négatif il s'ensuit que Ψ se trouve dans le quadrant allant de 90° à 180°

4.2 Vitesse moyenne du déplacement (V)

Dans la figure 3 le déplacement global du groupe est figuré par R. Maintenant la durée totale écoulée pendant ce fait sera la somme des périodes de liberté des poissons individuels. Si celles-ci sont t_1, t_2, etc, la durée totale de la liberté peut être figurée par $\sum t$.

Il s'ensuit que d'une évaluation de V, la vitesse de déplacement de tout le groupe est donnée par $\frac{R}{t}$ ou

$$V = \frac{\sqrt{(\sum r \sin \theta)^2 + (\sum r \cos \theta)^2}}{\sum t} = \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots(16)$$

Exemple Déterminez une valeur de V avec les données du tableau 12 d'après l'équation (16)

$$V = \frac{\sqrt{(1,23)^2 + (-26,33)^2}}{153} = \frac{694,8}{153}$$

$$= 0,17 \text{ km/jour}$$

4.3 Moyenne des carrés du coefficient de dispersion (a^2)

Il faut un autre coefficient afin de décrire complètement la distribution des poissons marqués recapturés. C'est un paramètre qui est nécessaire pour mesurer, de quelque façon, l'étendue dans laquelle les poissons se déplacent individuellement. Une valeur élevée de V et une faible valeur de a^2 par exemple signifieraient un déplacement dirigé réellement avec un faible taux de dispersion de la moyenne du groupe. Une faible valeur de V et une valeur élevée de a^2 suggéreraient un déplacement au hasard avec relativement peu de déplacement dirigé.

On a employé comme base pour l'évaluation d'un coefficient de dispersion le développement théorique de Skellam (1951) et de Beverton et Holt (1957) de la théorie physique de la conduction de la chaleur. Des détails de la théorie ont déjà été publiés pour le cas pour lequel la direction du déplacement (Ψ) est comme auparavant (Jones 1959).

Il est seulement nécessaire ici de se rapporter au résultat qui y a été obtenu et ensuite de considérer son extension au cas où Ψ est inconnu.

Dans le cas où Ψ est connu

$$a^2 = \frac{1}{n}\left\{\Sigma \frac{r^2}{t} - \frac{(\Sigma r \cos\theta)^2}{\Sigma t}\right\}$$

Dans cette formule il est supposé que chaque valeur de θ est mesurée d'après la direction moyenne du déplacement. En d'autres termes, si θ est mesuré à partir d'autres coordonnées appropriées telles que le nord vrai, il faut employer $(\theta - \Psi)$ plutôt que θ dans l'équation ci-dessus.

C'est à dire $$a^2 = \frac{1}{n}\left\{\Sigma \frac{r^2}{t} = \frac{-[\Sigma r \cos(\theta - \Psi)]^2}{\Sigma t}\right\}$$

Pour la facilité du calcul il est désirable de supprimer Ψ de cette équation. Ce qui peut être fait en utilisant la formule trigonométrique

$$\cos(A - B) = \cos A \cos B + \sin A \sin B$$

ainsi

$$\Sigma r \cos(\theta - \Psi) = \cos\Psi \Sigma r \cos\theta + \sin\Psi \Sigma r \sin\theta$$

$$\therefore [\Sigma r \cos(\theta - \Psi)]^2 = \cos^2\Psi (\Sigma r \cos\theta)^2 + \sin^2\Psi (\Sigma r \sin\theta)^2$$
$$2 \cos\Psi \sin\Psi \Sigma r \cos\theta \Sigma r \sin\theta$$

Si ensuite on note que

$$\tan\Psi = \frac{\sin\Psi}{\cos\Psi} = \frac{\Sigma r \sin\theta}{\Sigma r \cos\theta}$$

il s'en suit que $\sin\Psi \Sigma r \cos\theta = \cos\Psi \Sigma r \sin\theta$

et $\therefore$ $2 \cos\Psi \sin\Psi \Sigma r \cos\theta \Sigma r \sin\theta$

$$= 2\cos^2\Psi (\Sigma r \sin\theta)^2$$
$$= \cos^2\Psi (\Sigma r \sin\theta)^2 + \sin^2\Psi (\Sigma r \cos\theta)^2$$

$$\therefore [\Sigma r \cos(\theta - \Psi)]^2 = [\cos^2\Psi + \sin^2\Psi][(\Sigma r \cos\theta)^2 + (\Sigma r \sin\theta)^2]$$
$$= (\Sigma r \cos\theta)^2 + (\Sigma r \sin\theta)^2$$

puisque $\cos^2\Psi + \sin^2\Psi = 1$

Donc finalement

$$a^2 = \frac{1}{n}\left\{\sum \frac{r}{t} - \frac{(\Sigma r \cos\theta)^2 + (\Sigma r \sin\theta)^2}{\Sigma t}\right\} \quad \ldots\ldots\ldots (17)$$

Exemple Déterminez une valeur de a^2 d'après le tableau 12 de l'équation (17)

$$a^2 = \frac{1}{4}\left\{76{,}4 - \frac{694{,}8}{153}\right\}$$
$$= 18 \text{ km}^2/\text{ jour}$$

4.4 Signification de a^2

La moyenne des carrés du coefficient de dispersion (a^2) est réellement un paramètre composé résultant du produit de $\{$, la distance moyenne parcourue par chaque poisson entre chaque changement de direction et v la vitesse moyenne de nage de chaque poisson.

En fait $a^2 = \ell\, v$ or $\ell\, \frac{\ell}{w} = \frac{\ell^2}{w}$

dans laquelle w est la durée moyenne pour parcourir une distance ℓ. Le fait que le numérateur est le carré d'une distance explique pourquoi a^2 est exprimé en unités telles que km^2/jour. Le fait que ce paramètre est composé, résulte de ce qu'un taux de dispersion donné pourrait s'élever parce que les poissons nageaient lentement avec des changements de direction peu fréquents ou rapidement avec des changements fréquents. Sans tenir compte d'autres considérations il n'est pas possible de discriminer ces alternatives et c'est pourquoi le coefficient de dispersion doit être un coefficient composé.

Une valeur numérique de a^2 telle que 4 km^2/jour peut être obtenue des façons suivantes. D'abord si $4,0 = a^2 = \ell v$ on peut établir un tableau de ℓ et v pour satisfaire cette relation. Cela est fait dans le tableau 13.

Tableau 13

ℓ (km)	v (km/jour)
4	1
1	4
0,1	40
0,01	400

Si on peut établir une limite supérieure à la vitesse moyenne vraisemblable de nage v, alors automatiquement on établit une limite inférieure à la valeur de ℓ.

En second lieu, une valeur numérique de a^2 peut être substituée dans l'équation suivante pour déterminer la proportion de poissons que l'on s'attend à trouver sur une distance donnée à partir de l'emplacement de marquage après un temps donné.

L'équation est

$$P(R,t) = 1 - \exp - \frac{R^2}{a^2 t} \qquad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots (18)$$

dans laquelle P (R,t) signifie la proportion de poissons se trouvant dans un cercle de rayon R, après le temps t.

Plus généralement, on peut utiliser l'équation

$$P(R_1 R_2, t) = \exp - \frac{R_1^2}{a^2 t} - \exp - \frac{R_2^2}{a^2 t} \qquad \ldots\ldots\ldots\ldots (19)$$

pour déterminer la proportion de poissons se trouvant entre deux cercles de rayons respectifs R_1 et R_2.

Exemples

17 ... Déterminez les paramètres de déplacement pour chacun des ensembles suivants de données

	1			2			3	
r	Q	t	r	Q	t	r	Q	t
20	160	20	20	350	30	20	200	30
25	170	80	25	280	20	25	190	20
30	135	100	30	330	200	30	260	80
5	270	3	5	140	1	5	20	10
2	350	27	2	30	5	2	40	4

18 ... Les détails de recapture de 10 poissons sont donnés ci-dessous :

Distance (r)	Direction (θ)	Jours d'absence (t)
0	-	100
50	40°	200
5	50°	75
10	90°	50
20	150°	100
5	200°	30
20	340°	50
100	45°	300
2	90°	200
20	100°	100

Déterminez la direction moyenne de déplacement, la vitesse moyenne de déplacement et la moyenne des carrés du coefficient de dispersion.

19 ... Etant donné que $a^2 = 10$, selectionnez les valeurs convenables de R et de t pour établir une courbe de dispersion en utilisant les équations (18) et (19).

-.-.-.-.-.-

ADVERTENCIAS

En este texto se ha utilizado, en lo posible, para los parámetros de población la terminología y los símbolos de ANON, Reviews by rapporteurs. Section 1.1 Spec.Publ.int.Comm.Nthw.Atlant.Fish., (4):7-11. A continuación se definen otros términos relativos a experimentos y teorías de marcado:

Marca - objeto fijado exteriormente o colocado interiormente o cualquier otra identificación de un pez determinado

(m_a) Recapturas - Peces marcados que se pescan

(m_b) Recuperados - Recapturas recuperadas de las capturas por los pescadores u otras personas que manipulan el producto

(m_c) Notificaciones - Pescados marcados recuperados, de los cuales llegan noticias a los organismos investigadores, ya se devuelva o no la marca

(m_d) Devoluciones - Marcas que se entregan a los organismos investigadores, con el ejemplar pescado o sin él

Así pués $m_a \geqslant m_b \geqslant m_c \geqslant m_d$

UTILIZACION DE LOS DATOS DE MARCADO EN EL ANALISIS DE LAS POBLACIONES DE PECES

1. Determinación del tamaño de una población según los experimentos de marcado

Los experimentos de marcado pueden utilizarse para determinar el volumen de las poblaciones de peces y, en situaciones ideales, los principios que ellas encierran son sumamente sencillos. En la práctica, y puesto que algunas o todas las hipótesis implícitas en las más sencillas teorías pueden no ser válidas, es preciso emplear métodos menos directos de estimación. En particular, uno de los supuestos que rara vez es válido para el pescado, es que la mortalidad de los pescados marcados y no marcados es la misma. Para tener esto en cuenta, es necesario considerar la teoría de la estimación en dos fases: primero, cómo estimar el tamaño de la población suponiendo que los peces marcados y sin marcar tienen la misma mortalidad; y segundo, que margen ha de concederse cuando estas mortalidades no son las mismas.

En el estudio de la materia que se hace a continuación, la sección 1 trata de la determinación del tamaño de la población suponiendo mortalidades iguales de peces marcados y sin marcar. La sección 2 trata de algunas de las dificultades que se plantean cuando estas mortalidades no son las mismas.

A los fines de estimar el tamaño de la población, los métodos de que se disponen pueden agruparse como sigue:

(i) Situaciones en las cuales la población es tan grande que en el mejor de los casos solo puede marcarse una fracción minúscula de los peces presentes. Esta es la situación que generalmente se da en las pesquerías marinas comerciales. Normalmente la proporción de los peces marcados es tan pequeña que son pocas las probabilidades de obtener peces marcados en las muestras deliberadamente tomadas en cualquier momento. Es necesario, en cambio, confiar en las actividades prolongadas de los pescadores comerciales para la recaptura de los peces marcados.

Dada esta situación, resulta apropiado el método de estimación de Petersen.

(ii) En algunos lagos y corrientes tal vez sea posible marcar una proporción relativamente mayor de la población. Cabe esperar de modo razonable el obtener pescados marcados en las muestras especialmente tomadas con este objeto. En esta situación, se pueden ensayar los métodos de Schnabel, el método de triple captura de Bailey y los métodos "positivo" y "negativo" de Jackson.

(iii) Puede llegarse a afinar más las cosas cuando sea posible marcar una proporción tan grande de la población que sea lógico esperar que un animal marcado se capture repetidas veces. Los trabajos que tienen en cuenta esta posibilidad son de naturaleza más matemática y no se trata de ellos aquí. Jones (1964) da un resumen de los principales trabajos sobre esta materia.

1.1 Método de Petersen

El método de Petersen consiste en marcar animales en una ocasión y en tomar muestras de recapturas en una sola ocasión posterior. Supongamos, por ejemplo, que en una población N de pescado, T son los marcados. ¿Que probabilidades habrá de una ulterior recaptura de uno de ellos? La situación más sencilla será cuando los pescados marcados se distribuyan al azar en la población, o cuando el esfuerzo de muestra se distribuya al azar. Si se da una de estas condiciones, es de esperar que la proporción de peces marcados en una muestra sea la misma que la proporción de peces marcados en la población, es decir, si hay m peces marcados en una muestra de magnitud n, entonces puede esperarse que $\frac{m}{n}$ sea igual a $\frac{T}{N}$ de forma que al disponer de nuevo los términos tenemos

$$N = \frac{nT}{m} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots (1)$$

Ejemplo:

Supongamos que en un lago se sueltan 1.000 peces marcados. A los pocos días, durante los cuales los peces se distribuyen por toda la población, se toma una muestra de 500 pescados. Si esta muestra contiene 20 pescados marcados ¿cuántos peces hay en el lago?

En este ejemplo

$$T = 1.000$$
$$n = 500$$
$$m = 20$$

de modo que, según la ecuación 1, $N \quad \frac{(500)(1000)}{20} \quad 25.000$ peces

La ecuación 1 da una primera estimación del tamaño de una población. En la literatura esta ecuación no siempre se produce de esta forma sencilla, porque está viciada y es preciso corregirla. La razón de la desviación es que la variable m se encuentra en el denominador de la ecuación. Generalmente se supone que una muestra de tamaño fijo n se toma de una población de N pescados. El número de pescados marcados m es por tanto variable aleatoria. Por ello, aunque el valor medio de m de un número de muestras no esté viciado, no es forzoso que el valor medio de $\frac{1}{m}$ que es la forma en que m figura en la ecuación 1 dará una estimación no viciada de la recíproca de m.

Dicho de otro modo

aún cuando $\frac{m}{nT}$ dé una estimación no viciada de $\frac{1}{N}$

$\frac{nT}{m}$ no dará necesariamente una estimación no viciada de N.

La literatura da un número de modificaciones de la ecuación básica (1) para compensar esta tendencia viciada. Dichas tendencias se resumen en el Cuadro 1. Las ecuaciones (A) - (D) se emplean cuando la muestra es "directa", es decir, cuando se lleva a cabo hasta obtener un tamaño previamente determinado de muestra (n). Hay otro procedimiento, llamado de muestreo "inverso", que consiste en continuar la muestra hasta haber recuperado un número de animales marcados previamente determinado. La ecuación apropiada para esta situación se dá en (E) del Cuadro 1.

Cuadro 1

Fórmulas para estimar el tamaño de una población (N)
según el método de Peterson

	Referencia	Tipo de muestreo	Estimación de	
			Tamaño de la población (N)	Variancia de (N)
A.	Bailey, 1951	Directo	$N = \frac{Tn}{m}$	$\text{var } N = \frac{T^2 n (n - m)}{m^3}$
B.	"	Directo	$N = \frac{T (n + 1)}{m + 1}$	$\text{var } N = \frac{T^2 (n + 1) (n - m)}{(m + 1)^2 (m + 2)}$
C.	Chapman, 1951	Directo	$N = \frac{(T + 1) (n + 1)}{m + 1}$	$\text{var } N = N^2 \left[\frac{N}{nT} + 2\left(\frac{N}{nT}\right)^2 + 6\left(\frac{N}{nT}\right)^3\right]$
D.	Schaefer, 1951	Directo	$N = \frac{(n + 1) (T + 1)}{m + 1} - 1$	no dadas
E.	(Bailey, 1951) (Chapman, 1952)	Inverso	$N = \frac{n (T + 1)}{m} - 1$	$\text{var } N = \frac{(T - m+1)(N + 1)(N - T)}{m (T + 2)}$

Ricker (1958), Hancock (1963), Le Cren y Kipling (1963), Sato (1938) y Simpson (1963) dan ejemplos de estimación de población utilizando el método de Petersen.

La razón de la extrema sencillez del método de Petersen estriba en las hipótesis en que se basa. Ya se ha hecho referencia al hecho de que los pescados o el esfuerzo de muestreo deben estar distribuídos al azar. Se supone también, que los animales marcados y sin marcar son igualmente susceptibles de ser capturados y que la razón $\frac{T}{N}$ es constante durante todo el período en que se efectúan las recapturas.

La hipótesis de que los animales marcados y sin marcar son igualmente susceptibles de ser capturados es importante, y si es inesacta, las estimaciones de población resultarán viciadas (Carlander y Lewis, 1948, Junge, 1963). Anderson y Bagge (1963) describen cómo unas sollas marcadas con discos de Petersen fueron capturadas en unas mallas de las cuales habrían escapado en caso contrario. Resultaron así aumentadas sus posibilidades de captura: para estimar dicho aumento fué preciso realizar los experimentos utilizando un tipo distinto de marcas.

Por ejemplo, supongamos que se han marcado mil pescados y que se recapturen 20 de una muestra de 200. Esto indica un tamaño de población de

$$N = \frac{(1000)\ (200)}{20} = 10.000 \text{ peces}$$

Supongamos no obstante que los peces marcados se capturen con un 10 por ciento más de facilidad que los no marcados, es decir, que en lugar de 20 recapturas debiera haber habido $\frac{20}{1.1} =$ 18 recapturas.

Por tanto una mejor estimación del tamaño de la población sería

$$N = \frac{(1000)\ (200)}{18} = 11.000 \text{ peces}$$

En la ecuación de Petersen va implícita la hipótesis de que $\frac{T}{N}$ es constante en todo el período en que se efectúen las recapturas. Idealmente por tanto, se utilizará el método de Petersen antes de que haya habido el tiempo de producirse ninguna mortalidad de pescado marcado o sin marcar. No obstante, el método no está necesariamente restringido de esta forma, siempre que la tasa de mortalidad de emigración, o de ambas, de pescado marcado y sin marcar sea la misma.

Por ejemplo, supongamos que después de cierto período sólo permanece con vida dentro de la zona del muestreo una proporción, p, de la primitiva población de N indivíduos. Las pérdidas pueden obedecer a mortalidad o emigración de la zona de muestreo o a ambas cosas. Entonces, el tamaño de la población es Np.

Con tal de que la proporción de pescado marcado que quede sea también p, se sigue de ello que la razón de pescado marcado y sin marcar será $\frac{Tp}{Np}$ que sigue siendo equivalente a $\frac{T}{N}$.
Siendo esto así, la ecuación (1) seguirá siendo válida para estimar el tamaño de la población, aún cuando los pescados marcados se hayan recapturado durante un considerable período de tiempo. Se produce esta situación cuando los pescados marcados los recapturan pescadores comerciales durante el período de varios años. Sin embargo, en la práctica, lo probable es que mortalidad debida al marcado se produzca en el momento del marcado y como ulteriormente, en dicho caso la ecuación de Petersen en su forma más simple no será ya aplicable. Más adelante examinaremos esta situación.

Si la recaptura de los animales marcados se produce a través de un período suficientemente largo, será preciso tener en cuenta los cambios en el tamaño de la población debidos al reclutamiento o inmigración. Si así sucede, N, y no T aumentará, de manera que la razón $\frac{T}{N}$ no será constante. Por el contrario, disminuirá. La situación más simple es aquella en que los reclutas o inmigrantes pueden distinguirse por su talla o por alguna otra característica, respecto de la población primitiva. Si esto es así pueden excluirse de la muestra de n indivíduos y entonces aplicar las fórmulas básicas de Petersen.

Si los reclutas o inmigrantes no pueden excluirse, podrá aplicarse otro procedimiento debido a Parker (1955). Este método se basa en el hecho de que un descenso en la proporción de pescado marcado en la población se reflejará en un descenso en la proporción de pescado marcado en las muestras.

es decir, si $\frac{T}{N}$ disminuye, disminuirá igualmente $\frac{m}{n}$.

El método de Parker consiste, pués, en trazar la relación $\frac{m}{n}$ en función del tiempo. Una línea trazada por estos puntos tendrá una pendiente negativa y si se extrapola hasta el tiempo cero tendrá un punto de intersección con el eje que represente el valor de $\frac{m}{n}$ en el momento del marcado. Esto, por supuesto representará $\frac{m}{n}$ antes que haya habido tiempo de producirse otro reclutamiento o inmigración y por tanto será el valor que ha de utilizarse en la ecuación (1). Este método ha sido utilizado por Hanckock (1963) para estimar el tamaño de las poblaciones de caracoles de mar.

En un trabajo posterior (Parker, 1963), Parker expone un método de estimar realmente la tasa de reclutamiento utilizando un modelo en el que se suponga que dicha tasa es constante durante todo el experimento. Se deriva un sistema de ecuaciones para estimar el tamaño de la población, la tasa de mortalidad y la tasa de reclutamiento. Estos no pueden resolverse algebráicamente pero puede llegarse a la solución utilizando la técnica númerica apropiada.

1.2 Número de pescados marcados necesarios

Una de las primeras cosas que hay que determinar antes de aplicar el método de Petersen es el número de pescados marcados que se necesitan. Para ello, es preciso saber algo acerca de la variancia de las estimaciones de N obtenidas por el método Petersen. Han hecho estimaciones de esta variancia varios autores que han elaborado correcciones de la fórmula básica de Petersen y sus estimaciones se resumen en el Cuadro 1.

Consideremos la primera de estas estimaciones, por ejemplo

$$\text{Var } N = \frac{T^2\, n(n-m)}{m^3}$$

que es igual al

$$\left(\frac{Tn}{m}\right)^2 \frac{\left(1-\frac{m}{n}\right)}{m}$$

pero puesto que

$$\frac{Tn}{m} = N$$

$$\text{var } N = \frac{N^2}{m}\left(1-\frac{m}{n}\right)$$

Además, si $\frac{m}{n}$ es muy pequeña, como ocurre con frecuencia, puede despreciarse, dejando como primera aproximación

$$\text{var } N = \frac{N^2}{m}$$

Se sigue de ello que la desviación típica de N la dará

$$\text{S.D.} \quad N = \frac{N}{\sqrt{m}}$$

Los límites de confianza para una estimación de N pueden por tanto definirse por

$$\hat{N} \pm t\frac{\hat{N}}{\sqrt{m}}$$

en donde $\hat{N}$ es una estimación de N y t es el valor apropiado de t, determinados por los cuadros estadísticos. Si para los límites de confianza del 95 por ciento, se tiene en cuenta t como primera aproximación igual a 2.0 estos límites se convierten en

$$\hat{N} \pm \frac{2\hat{N}}{\sqrt{m}}$$

o

$$\hat{N}\left(1 \pm \frac{2}{\sqrt{m}}\right)$$

Supongamos por ejemplo que sea preciso que los límites de N de 95 por ciento no deban rebasar el 10 por ciento por cada lado de su valor estimado,

Entonces $1 + \frac{2}{\sqrt{m}}$

debe hacerse igual a 1.10

de manera que $\frac{2}{\sqrt{m}} = 0.10$

y por lo tanto $m = 400$

Esto significa que si los límites de confianza han de tener límites de ± 10% del tamaño de la población, es necesario un programa de marcado y de recuperación con el que se puedan obtener por lo menos 400 recapturas de peces marcados.

Se llega a la misma conclusión utilizando cualquiera de las fórmulas del Cuadro 1 para la variancia de N.

Ejemplos

1 ... (a) se marcan 1.000 peces y en una muestra ulterior de 5.000 se encuentran 10 marcados.

Calcúlese el tamaño de la población N utilizando distintas fórmulas.

(b) calcúlese la variancia, la desviación típica y los límites de cada uno de estos cálculos de N.

2 ... Repítanse los cálculos del primer ejemplo utilizando los datos siguientes y empleando solamente las fórmulas simples de Bailey -

Número de pescados marcados	Tamaño de la muestra	Número de recapturas
1.000	5.000	100
10.000	50.000	1.000
100	5.000	5

3 ... Confírmese que en cada ejemplo la desviación típica de N es aproximadamente igual a $\frac{N}{\sqrt{m}}$, en donde m es el número de recapturas.

4 ... Se marcan 1.000 peces y durante el año siguiente los pescadores comerciales entregan 60 marcas. La totalidad de los desembarques durante el año es de 1.000 toneladas.

Calcúlese el tamaño de la población pesquera a principios del año, considerando que cada tonelada contiene 6.000 pescados.

5 ... ¿Cuáles son los límites de esta estimación?

1.3 El método de Schnabel

El método de Petersen trata de la situación en la que el marcado y las recapturas se efectúan sólo una vez cada uno. Puede ocurrir que se proyecte una serie de experimentos de marcado y de recaptura, y en este caso quizá sea más apropiado utilizar el método de análisis propuesto por Schnabel (1938).

Supongamos que en varias ocasiones se toman muestras de n^i peces y que en cada vez se marcan los que no lo estaban ya. Sea T_i el número de peces marcados en el momento precisamente anterior a la toma de la muestra de n_i peces, y m_i el número de peces ya marcados en la muestra.

Entonces Schnabel da la siguiente ecuación de máxima verosimilitud para estimar el tamaño de la población N.

$$\sum \left(\frac{n_i \ T_i - m_i \ N}{N - T_i} \right) = 0$$

Esta ecuación se puede resolver para N, el tamaño de la población por métodos numéricos (De Lury, 1951). También es posible una solución algebraica, si se hacen distintas hipótesis. Schnabel consideró en particular el caso en el que el número de peces marcados (T_i) es insignificante comparado con el tamaño de la población N. Siendo esto así, la ecuación puede simplificarse para dar la siguiente estimación de N.

$$N = \frac{\sum n_i \ T_i}{\sum m_i} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (2)$$

Chapman (1952) propuso que sería una mejor estimación

$$N = \frac{\sum n_i \ T_i}{\sum m_i + 1} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (3)$$

mientras que Schumacher y Eschmeyer (1943) indicaron que habría que dar más importancia al número de recapturas de grandes marcados que al de los pequeños.

En efecto, propusieron

$$N = \frac{\sum n_i \ T_i^2}{\sum m_i \ T_i} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (4)$$

Ejemplo En el Cuadro 2 se indican los números marcados y recapturados en una serie de operaciones.

Cuadro 2

Caso	1	2	3	4	5
Número de ejemplares marcados	1.000	2.000	1.000	5.000	-
Ejemplares de la muestra (n_i)	-	500	300	200	600
Recapturas (m_i)		7	8	110	48

Calcúlese el tamaño de la población utilizando las ecuaciones (2) y (4).

La primera operación es calcular el número de peces marcados (T_i) en el mar antes de tomar cada muestra.

Esto se hace en el Cuadro 3, en el que se detallan asimismo otras fases intermedias.

Cuadro 3

Caso 1	2	3	4	5	Total
T_i	1.000	3.000	4.000	9.000	
n_i	500	300	200	600	
m_i	7	8	10	48	73
$n_i T_i$	5×10^5	9×10^5	8×10^5	54×10^5	76×10^5
$n_i T_i^2$	5×10^8	27×10^8	32×10^8	486×10^8	550×10^8
$m_i T_i$	7×10^3	24×10^3	401×10^3	432×10^3	503×10^3

Para la operación de la ecuación (2) tenemos que

$$\sum n_i T_i = 76 \times 10^5$$

$$\sum m_i = 73$$

y

$$N = \frac{76 \times 10^5}{73} = 1.04 \times 10^5$$

Para la aplicación de la ecuación (4) nos encontramos con que

$$\sum n_i T_i^2 = 550 \times 10^8$$

$$\sum m_i T_i = 503 \times 10^3$$

y

$$N = \frac{550 \times 10^8}{503 \times 10^3} = 1.09 \times 10^5$$

Pudiera resultar de las ecuaciones (2) - (4) que el método de Schnabel es justamente un medio de combinar los resultados de varias series simultáneas de datos del tipo Petersen. Debe observarse, sin embargo, que este método no tiene en cuenta la mortalidad o el reclutamiento durante el período del experimento. La hipótesis fundamental es, en efecto, que N es constante durante todo el período en que los individuos se marcan y recapturan. Por lo tanto, es singularmente útil para calcular el número de peces de un estanque o de un lago en un momento determinado. No es estrictamente aplicable, sin embargo, para evaluar el número de peces del mar si las recapturas las hacen pescadores comerciales durante un período de tiempo bastante largo.

Chapman (1954) da una ampliación del método de Schnabel, en la que se tiene en cuenta la mortalidad. Se supone que el marcado y la recaptura se efectúan cada uno de ellos en una serie de casos y que la mortalidad es la misma para los peces marcados que para los no marcados. Utilizando el método de máxima verosimilitud, se derivan dos ecuaciones para dar los cálculos por métodos numéricos de la tasa de supervivencia y del número en el momento del primer marcado.

1.4 Método de la triple captura

Otro de los métodos frecuentemente aludidos en la literatura, aunque limitado por una serie de hipótesis, es el de la "triple captura" (Bailey (1951)).

Este método trata del caso especial en que los peces se han capturado sólo en tres ocasiones. En la primera y la segunda operación se marcan los números de peces T_1 y T_2 respectivamente: en la segunda y tercera operaciones se toman muestras de las tallas n_2 y n_3 respectivamente, siendo el número de recapturas en estas últimas operaciones m_{12} y $(m_{13} + m_{23})$. La información total puede mostrarse como se indica en el Cuadro 4.

Cuadro 4

Operaciones	1	2	3	
Núm. de ejem. marcados (T_i)	T_1	m_{12}	m_{13}	Número de recapturados (m_{ij})
Núm. de ejem. de la muestra (n_i)		T_2	m_{23}	
		n_2	n_3	

En la tercera operación, los peces marcados pueden proceder del primero o del segundo grupo de peces marcados. Se distinguen por la notación m_{13} y m_{23} respectivamente.

Con estos datos Bailey demuestra que es posible hacer las siguientes estimaciones:

P_1 la proporción de la población inicial que sobrevive de la primera a la segunda operación

N_2 el tamaño de la población en la segunda operación, y R_2 el aumento proporcional de la población entre la segunda y la tercera operaciones debido al reclutamiento, a la inmigración o a ambas cosas.

Sus fórmulas son

$$P_1 = \frac{T_2\, m_{13}}{T_1\, m_{23}} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (5)$$

$$N_2 = \frac{T_2\, n_2\, m_{13}}{m_{12}\; m_{23}} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (6)$$

$$R_2 = \frac{n_3\, m_{12}}{n_2\, m_{13}} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (7)$$

Demostrar la validez de estas fórmulas es bastante sencillo.

En primer lugar, la proporción de supervivencia de la primera a la segunda operaciones (P_1). Para determinarla se observa primeramente que en la operación 2 hay dos grupos de peces marcados en el mar. Están primero los supervivientes de los peces marcados T_1 en la primera operación, es decir, por definición hay P_1T_1 de estos peces. Existen también los peces T_2 realmente marcados en la segunda operación.

La fase siguiente del argumento es observar que en la tercera operación se recapturan m_{13} peces de los peces P_1T_1 y asimismo se recapturan m_3 de los peces T_2.

Se sigue, pués, que

$$\frac{m_{13}}{P_1T_1} = \frac{m_{23}}{T_2}$$

de manera que $P_1 \quad \frac{m_{13}\ T_2}{m_{23}\ T_1}$ como se da en (5) anterior

Se demuestra más facilmente la validez de las fórmulas (6) y (7) considerando primero los valores previstos de m_{12}, m_{13} y m_{23}. Estos pueden deducirse de la información contenida en el Cuadro 5.

Cuadro 5

Casos	1	2	3
Tamaño de la población	N_1	N_2	N_3
Tamaño de la muestra	n_1	n_2	n_3
Peces marcados supervivientes	T_1	P_1T_1 T_2	$P_1P_2T_1$ P_2T_2

Aquí P_1 y P_2 se utilizan para denotar las proporciones que sobreviven de las operaciones 1 a 2 y de la 2 á la 3 respectivamente.

El número previsto de recapturas puede deducirse utilizando la relación fundamental del tipo de Petersen

$$E(m) = \frac{n\ T}{N}$$

en donde E(m) denota el valor "previsto" de m, el número de peces marcados

luego
$$E(m_{12}) = \frac{n_2\ P_1\ T_1}{N_2}$$
$$E(m_{13}) = \frac{n_3\ P_1P_2T_1}{N_3}$$
$$E(m_{23}) = \frac{n_3\ P_2T_2}{N_3}$$

Estas fórmulas pueden ahora sutituirse en las ecuaciones (6) y (7). Tomando primeramente la ecuación (6)

$$\frac{T_2\ n_2\ m_{13}}{m_{12}\ m_{23}} = \frac{T_2\ n_2\ n_3\ P_1\ P_2\ T_1\ N_2\ N_3}{N_3\ n_2\ P_1\ T_1\ n_3\ P_2\ T_2} = N_2 \text{ según se requiera}$$

y tomando la ecuación (7)

$$\frac{n_3\ m_{12}}{n_2\ m_{13}} = \frac{n_3\ n_2\ P_1\ T_1\ N_3}{N_2\ n_2\ n_3\ P_1\ P_2\ T_1} = \frac{N_3}{P_2\ N_2}$$

Esto demuestra que R_2 de la ecuación (7) es la relación entre el número de peces realmente vivos durante la operación (3) y el número de los que hubieran estado vivos si no hubiese habido reclutamiento ni inmigración.

Ejemplo Los siguientes números de peces fueron marcados, tomados como muestra y recapturados

Ejemplares marcados en la 1ª y 2ª operaciones	Ejemplares tomados como muestra en la 2ª y 3ª operaciones	Ejemplares recapturados en la 2ª y 3ª operaciones
$T_1 = 200$	$n_2 = 300$	$m_{12} = 15$
$T_2 = 100$	$n_3 = 200$	$m_{13} = 5$
		$m_{23} = 10$

Calcúlese P_1, N_2 y R_2 utilizando las ecuaciones (5) - (7)

Los valores anteriormente dados pueden sustituirse directamente en estas ecuaciones

$$P_1 = \frac{100\ (5)}{200\ (10)} = 0.25$$

$$N_2 = \frac{100\ (300)\ (5)}{15\ (10)} = 1000$$

$$R_2 = \frac{200\ (15)}{300\ (5)} = 2.0$$

1.5 Métodos "positivo" y "negativo" de Jackson

Jackson (1939) describe otros métodos para determinar el tamaño de la población, la tasa de supervivencia, de nacimiento e inmigración. En su método "positivo" los animales se marcan una vez y a continuación se toman muestras de la población a intervalos regulares para las recapturas. Se sienta la hipótesis de que el tamaño N, de la población permanece constante en tanto que el número de animales marcados disminuye. Jackson procede a estimar la tasa de supervivencia por el descenso en la proporción de animales en cada muestreo. Por ejemplo, si y_i es la proporción de animales marcados en una muestra en la operación iesima.

tenemos

$$y_i = \frac{m_i}{n_i}$$

Entonces, la fórmula de Jackson para determinar (r) la proporción de supervivencia de una operación a la siguiente es

$$r = \frac{y_2 + y_3 + \cdots\cdots y_n}{y_1 + y_2 \cdots\cdots y_{n-1}} \quad \cdots\cdots\cdots (8)$$

Dada r, Jackson procede a calcular el valor de y_o, es decir, la proporción que se hubiera recapturado en el momento de la liberación.

El tamaño de la población (N) sigue, pués, la fórmula fundamental de Petersen y es

$$N = \frac{T}{y_o}$$

Matemáticamente, este procedimiento es análogo al seguido por Parker (1955). La diferencia es que Parker supone un T fijo y un N creciente. Aquí N es fijo, pero T disminuye.

En su método "negativo" Jackson considera en una sola operación las recapturas de animales anteriormente marcados en una serie de operaciones regularmente espaciadas. El método de cálculo es fundamentalmente análogo al de su método "positivo".

Ejemplos

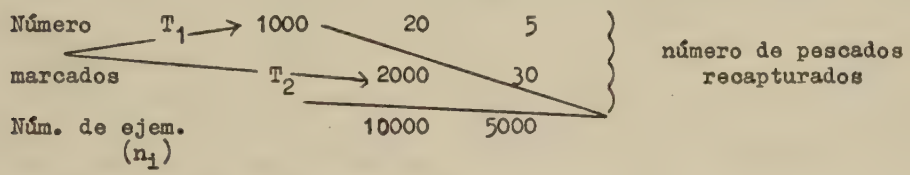
6 ... Calcúlese N con los siguientes datos utilizando la fórmula de Schnabel

Número de ejemplares marcados en cada operación	5.000	1.000	2.000	1.000
Tamaño de la muestra (n_i) en cada operación	10.000	20.000	10.000	5.000
Número de peces recapturados en cada operación (m_i)	5	20	25	30

(Es preciso recordar que debe determinarse primero el número de peces marados vivos antes de cada operación de muestreo (T_i))

7 ... Calcúlese N con los datos del ejemplo 6 utilizando la fórmula de Schumacher y Eschmeyer.

8 ... Obténgase evaluaciones de la tasa de supervivencia de la población y de la tasa de reclutamiento con los datos siguientes utilizando las fórmulas de la triple captura de Bailey



9 ... Repítase (8) utilizando los datos de los dos ejemplos siguientes

1	2	3	1	2	3
100	5 300	5 5	1000	30 3000	3 1
	10.000	500		10^6	10^5

¿Qué significación puede atribuirse a las estimaciones obtenidas?

2. Estimación de la mortalidad

En el análisis de las poblaciones de peces la mortalidad es sumamente importante. Define la relación entre el número de ejemplares de cada grupo de edad. Puede utilizarse para definir la curva de probabilidad de vida de una sola reproducción, o para establecer la composición estable de edad de una población en condiciones distintas. Contribuye a definir la relación entre la captura y la población y desempena una función fundamental en los métodos utilizados corrientemente para prever los efectos de los cambios en el esfuerzo pesquero y el tamano de las mallas en las capturas.

2.1 Matemáticas necesarias para la estimación de la mortalidad

Es necesario conocer los logaritmos y las funciones exponenciales para determinar los coeficientes de mortalidad. Gulland (1964 - Parte I,1) da detalles y ejemplos.

2.2 Estimación de la mortalidad básica

Gulland (1964 - Parte I,4) da detalles y ejemplos.

2.3 Combinación de las estimaciones de mortalidad

Sucede con frecuencia que se dispone de datos con los que se pueden obtener estimaciones de mortalidad por tres medios distintos. Consideremos, por ejemplo, los datos del Cuadro 6.

Cuadro 6

Año de la muestra		Reproducción					
		1963	1962	1961	1960	1959	1958
Capturas/ unidad de esfuerzo	1963	-	100	75	50	30	10
	1964	85	30	20	10	8	2

Estos datos indican las capturas por unidad de esfuerzo de cinco reproducciones en dos años. Pueden obtenerse tres estimaciones de supervivencia o mortalidad.

(1) Por comparación directa de los totales

es decir $$S = \frac{(30 + 20 + 10 + 8 + 2)}{(100 + 75 + 50 + 30 + 10)} = 0.26$$

y $$Z = -\log_e 0.26 = 1.35$$

El valor de esta estimación depende exactamente de lo que se desee. Si, por ejemplo, se precisa una medida de supervivencia (o de mortalidad) para la población en conjunto, es muy apropiada tal estimación.

En otro caso, se puede desear conocer la tasa media de supervivencia (o de mortalidad) para cada grupo de edad, concediendo tanta importancia a los peces viejos como a los jóvenes. En este caso, se ofrecen dos métodos

(2) (a) Determinando los valores de S para cada reproducción y obteniendo la media,

es decir $$\frac{1}{5}\left\{\left(\frac{30}{100}\right) + \left(\frac{20}{75}\right) + \left(\frac{10}{50}\right) + \left(\frac{8}{30}\right) + \left(\frac{2}{10}\right)\right\}$$

$$= 0.25$$

y $$Z = -\log_e 0.25 = 1.39$$

o

(b) La alternativa es determinar los valores individuales de Z y luego sacar el promedio.

es decir $$-\frac{1}{5}\left\{\log_e\left(\frac{30}{20}\right) + \log_e\left(\frac{20}{75}\right) + \log_e\left(\frac{10}{50}\right) + \log_e\left(\frac{8}{30}\right) + \log_e\left(\frac{2}{10}\right)\right\}$$

$$= 1.41$$

La diferencia entre los resultados obtenidos por los métodos (2)(a) y (2)(b) es que el método (2)(b) da una estimación más eficiente de Z, es decir, una estimación con menor varianza y, por lo tanto, con límites de confianza más estrechos.

Por lo tanto, la elección no es entre tres métodos, sino entre dos, es decir, entre los métodos (1) y (2)(b).

Algunas veces surgen situaciones en que se dan tasas de mortalidad negativas, es decir, cuando resulta que los números aumentan realmente como consecuencia de la variación de la muestra. Puede suceder que se haya determinado un gran número de coeficientes de mortalidad instantánea para diferentes reproducciones y durante períodos distintos, es decir, de enero a enero, de febrero a febrero, etc. Dado un número de estimaciones suficientemente grande, es probable que se produzcan algunos valores negativos. Siempre que éstos obedezcan solamente a la variación de la muestra, deberán incluirse cuando se calcule un valor medio. Despreciarlos puede ser equivalente a despreciar parte de la distribución de Z y esto daría lugar a sobreestimar el valor verdadero.

2.4 Estimación de la mortalidad de acuerdo con los informes de peces marcados recapturados

La importancia de la mortalidad o de las tasas de supervivencia en la estimación del tamaño de la población puede deducirse directamente de la ecuación fundamental del tipo de Petersen.

Puesto que $N = n\ ^{T}/_{m}$

se puede también escribir

$$N = n \div \left(\frac{m}{T}\right)$$

Ahora bien, $\frac{m}{T}$ es la proporción de animales marcados que se recapturan durante el período en el que se recoge la muestra de n individuos. Si se sientan hipótesis sobre la tasa de disminución de animales marcados, la relación $^{m}/_{T}$ puede explicarse como función de su tasa de mortalidad instantánea Z, debida en parte a la pesca (F) y en parte a causas naturales (M), y se muestra facilmente que

$$\frac{m}{T} = \frac{F}{Z}\ (1 - e^{-Zt})$$

en donde t es el tiempo durante el cual se obtienen las recapturas m. Tiene especial interés el caso en que t es infinitamente largo, en cuyo caso

$$\frac{m}{T} = \frac{F}{Z}$$

y

$$N = n.\frac{Z}{F}$$

En tal caso, n se refiere generalmente al rendimiento total en número de una clase de edad durante toda su vida que corresponde a la población virtual de Fry (1949). N se convierte entonces en una estimación del tamaño inicial de la clase de edad. También es interesante el caso en que $t = 1$ año, de manera de $\frac{m}{T} = \frac{F}{Z}\ (1 - e^{-Z})$ y m es por tanto el número de recapturas del primer año solamente. A esta relación le llama Ricker (1958) "tasa de explotación" (u). En este caso el tamaño de la muestra n puede considerarse de dos maneras. Si se refiere al número de individuos de una sola clase de edad capturados durante un año, entonces N se convierte en una estimación del tamaño de esa clase de edad a principios del año. Si en cambio, n se refiere al número de todas las clases de edad capturadas en un año, entonces, excluyendo las consideraciones de reclutamiento, N se convierte en una estimación del tamaño de la población a principios de ese año.

La determinación del número de individuos de la población virtual utilizando los datos de marcado para determinar F, Z o ambos, puede, por tanto, concebirse como la aplicación del método de Petersen al caso especial en el que las recapturas se efectúan como resultado de la explotación comercial de la población.

La importancia de esta forma de expresar el problema es evidente si los datos de marcado están sujetos a cualesquiera limitaciones que tiendan a reducir el número de peces marcados notificados. Estos pueden clasificarse convenientemente de dos maneras:

(1) Errores del tipo A. Estos reducen el número de marcas notificadas, bien sea por el acto del marcado provoca la muerte de algunos peces inmediatamente despuéz de efectuado dicho marcado, bien sea porque algunos de los peces marcados recapturados no se notifican.

(2) Errores del tipo B. Estos reducen el número de las marcas notificadas por algunas de las siguientes razones:

(a) Porque algunos de los peces pierden las marcas durante el experimento

(b) porque el acto del marcado hace que los peces sujetos a él mueran en mayor proporción que los no marcados durante el curso del experimento

(c) porque los peces marcados emigran de la zona experimental.

2.4.1 Errores de tipo A solamente

Si hay errores del tipo A esto significa que, o bien T o bien m resultan afectados de manera que la relación $^{m}/_{T}$ resulta viciada y F y Z no pueden determinarse por los informes de ejemplares marcados solamente.

Sin embargo, los errores del tipo A no afectan a la tasa total de mortalidad subsiguiente de los animales marcados determinada con arreglo a la tasa de disminución del número de ejemplares recapturados por unidad de tiempo. Por lo tanto, sigue siendo posible determinar la tasa total de mortalidad instantánea (Z) por la tasa de disminución de animales marcados.

Las estimaciones del tamaño de la población pueden hacerse entonces por una serie de Combinaciones de valores de F y M.

Se han descrito una serie de métodos para estimar la tasa de mortalidad (o de supervivencia) total por las notificaciones de las marcas.

a. La fórmula de Jackson (1939)(8 anterior) da la proporción de supervivientes de un caso al siguiente.

Si los períodos sucesivos de tiempo no son iguales a un año sino a un período τ por ejemplo, entonces esta fórmula da una estimación de r^{τ}.

Ricker (1958) y Cleaver (1963) dan ejemplos de la aplicación de este método. Dado r, puede calcularse Z por la ecuación $Z = \log_e r$.

b. El método a, da una estimación de la tasa de supervivencia ponderada por el número de ejemplares recapturados en períodos sucesivos. Puede obtenerse una estimación no ponderada trazando los logaritmos naturales de los números notificados en relación con el período en que se han capturado. Esto da una relación con una pendiente igual a $-Z\tau$, con lo cual puede determinarse Z. Este método, que ha sido utilizado por varios autores, lo describe detalladamente Gulland (1964, Parte I, 5).

Ricker (1958), Cleaver (1963), Dickie (1963) y Andersen y Bagge (1963) dan ejemplos.

c. En ambos métodos a. y b. se supone que la tasa de disminución de las recapturas es representativa de la tasa de disminución de los individuos marcados supervivientes. Hablando con propiedad, esto sólo será cierto si la tasa de mortalidad es constante, y aún cuando los efectos de los cambios en el esfuerzo pesquero, por ejemplo, puedan tenerse en cuenta convirtiendo los números notificados en números notificados por unidad de esfuerzo pesquero, esto no es más que una aproximación. Robson (1963) describe un método para estimar las tasas de supervivencia cuando tanto ésta como la de recapturas varían con bastante arbitrariedad de un año a otro. Para su aplicación los individuos se marcan y recapturan durante períodos sucesivos, como se indica para seis períodos, por ejemplo, en el Cuadro 7.

Cuadro 7

Período	1	2	3	4	5	6	Recapturas totales
	T_1	m_{12}	m_{13}	m_{14}	m_{15}	m_{16}	m_1
		T_2	m_{23}	m_{24}	m_{25}	m_{26}	m_2
			T_3	m_{34}	m_{35}	m_{36}	m_3
				T_4	m_{45}	m_{46}	m_4
					T_5	m_{56}	m_5
Recapturas Totales		C_2	C_3	C_4	C_5	C_6	

T_1 ..... T_5 son los números de ejemplares marcados en los períodos 1-5 respectivamente, m_{ij} es el número de recapturas efectuado en el período j del número (T_i) de individuos marcados en el período i.

m_i es el número total de recapturas del número (T_i) marcados durante el período i.

C_i es el número total de recapturas en el período i. La fórmula dada por Robson (1963) para determinar la tasa de supervivientes S_i del período i al período i + 1 es

$$S_i = \frac{T_i + 1}{T_i} \frac{m_1}{m_i + 1} \frac{[(m_1 + m_2 + \ldots\ldots\ldots m_i) - (C_2 + C_3 + \ldots\ldots\ldots C_{i+1})]}{[(m_1 + m_2 + \ldots\ldots\ldots m_i) - (C_2 + C_3 + \ldots\ldots\ldots C_i)]} \quad \ldots\ldots (9)$$

Es ésta una estimación de máxima verosimilitud y se dan también los estimadores de varianza y covariancia.

Ejemplo Calculemos la tasa de supervivencia de un caso al siguiente por los datos del Cuadro8.

Cuadro 8

	1	2	3	4	
números marcados	1000	50 2000	20 80 3000	4 16 60	Números recapturados

La primera operación del cálculo es determinar los valores de m_i y C_i (Cuadro 9).

Cuadro 9

1	2	3	4		
	50	20	4	74	m_1
		80	16	96	m_2
			60	60	m_3
	50 C_2	100 C_3	80 C_4		

entonces $S_1 = \frac{2000}{1000} \cdot \frac{74}{96} \cdot \frac{[74 - 50]}{74} = 0.5$

$S_2 = \frac{3000}{2000} \cdot \frac{96}{60} \cdot \frac{[74 + 96 - 50 - 100]}{[74 + 96 - 50]} = 0.4$

S_3 no puede determinarse con estos datos solamente.

Intensidad relativa de la pesca:

Una vez obtenidas las estimaciones de la tasa de supervivencia se pueden hacer algunas deducciones respecto a las intensidades relativas de la pesca en cada ocasión. Consideremos los datos del ejemplo anterior.

Sea f_i la intensidad de pesca (o más exactamente la intensidad de notificaciones de peces marcados), en el caso i ésimo.

Supongamos que en el segundo caso hay X_2 peces marcados en el mar. Entonces, por definición

$$f_2 X_2 = 50 \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (10$$

En el tercer caso habrá $S_2 X_2$ supervivientes de los peces marcados X_2 vivos anterioremente.

Entonces, de nuevo por definición

$$f_3 S_2 X_2 = 20 \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (11)$$

Luego, dividiendo (10) por (11) tenemos

$$\frac{f_2 X_2}{f_3 S_2 X_2} = \frac{50}{20}$$

de manera que $\frac{f_2}{f_3} = \frac{50}{50} \cdot S_2$

Por último, como $S_2 = 0.4$

$$\frac{f_2}{f_3} = \frac{50}{20} (0.4) = 1.0$$

La razón de las intensidades de pesca del segundo y tercer caso parece ser la unidad.

d. Gulland (1955) ha creado otro método que deriva las estimaciones de máxima verosimilitud de las tasas F y M de mortalidad y de la instantánea debida a la pesca. Demuestra que $\frac{\sum t_i}{m}$ es una estimación viciada de $1/Z$ siempre que el experimento se continúe hasta que no haya verosimilitud de obtener nuevas notificaciones. Como primera aproximación, $\frac{m}{\sum t_i}$ podría utilizarse por tanto como estimación de Z. Aquí m es el número total comunicado y $\sum t_i$ es el tiempo ausente acumulativo de estos m individuos.

En la práctica, es probable que los dos tipos de errores A se produzcan. En primer lugar, es probable que algunos peces mueran inmediatamente después de marcados. Esta pérdida puede no obstante determinarse por observación directa de los peces marcados inmediatamente después de esta operación, ya sea en acuario o en recipientes oportunos en el mar. Siempre que sea posible debe efectuarse un experimento de esta clase como complemento de todo programa de marcado. Las estimaciones de mortalidad inicial debido al marcado pueden utilizarse entonces directamente para conseguir una mejor estimación del número de peces efectivamente marcados.

En segundo lugar, es también probable que algunas marcas se pierdan cuando los pescadores

o el personal de tierra no logran detectarlas, o sencillamente no las notifican. Hay que tener en cuenta esta pérdida de la forma siguiente:

Supongamos que hay m peces marcados capturados en un período determinado. Algunos de estos, por ejemplo "a", los detectan los pescadores, mientras que el resto "b" pasa por manos del personal de tierra.

De las marcas "a" que los pescadores detectan, sólo será comunicada una proporción q_1

$\therefore$ q_1 a = número de marcas comunicadas por los pescadores (digamos = m_f)

De las marcas "b" que pasan a tierra, sólo se comunicarán q_2

$\therefore$ q_2 b = número de marcas comunicadas por el personal de tierra (digamos = a m_s)

$\therefore$ el número total de marcas realmente recapturado será:

$$m = a + b$$

$$= \frac{m_f}{q_1} + \frac{m_s}{q_2} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (12)$$

Ahora se puede hacer directamente una estimación de q_2 introduciendo los peces marcados en la captura de un barco, bien inmediatamente antes o después de su desembarque.

Una estimación de q_2 nos la dará

$$q_2 = \frac{m_s}{b}$$

en donde b = a número de marcas introducidas en la captura
y m_s = a número comunicado por el personal de tierra.

Una primera estimación del número de peces marcados realmente recapturados nos será dada entonces por

$$m = m_f + \frac{m_s}{q_2} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (13)$$

si es que puede obtenerse una idea aproximada de q_1, entonces por supuesto deberá utilizarse la ecuación (12)

Ejemplo Supongamos que los pescadores comunican 50 marcas y el personal de tierra 25. Supongamos que se sabe que los pescadores sólo notifican el 90 por ciento de los peces marcados que encuentran y que el personal de tierra comunica solamente el 30 por ciento de los peces marcados que pasan por sus manos ¿Cuántos peces marcados se han recapturado en realidad?

Aplicando la ecuación (12) da

$$m = \frac{50}{0.90} + \frac{25}{0.30} = 56 + 83 = 139$$

2.4.2 Errores de tipo B sólamente

Si los peces marcados están sujetos a cualquiera de los errores del Tipo B, entonces la tasa total de mortalidad instantánea de peces marcados será una sobrestimación de la tasa normal.

No obstante, sigue siendo posible obtener estimaciones de F, la tasa de mortalidad por pesca, exenta de esta desviación viciada, siempre que el exceso de mortalidad de animales marcados se deba solamente a errores del tipo B y no a una mayor vulnerabilidad a la captura. Entonces pueden obtenerse estimaciones del tamaño de la población para distintos valores de la tasa de mortalidad natural M. Hay dos métodos para estimar F con los datos de marcado.

a. La estimación de máxima verosimilitud de F de Gulland (1955) no se ve afectada por errores del tipo B y es dada por

$$F = \frac{m^2}{T\sum t_i}$$

b. Beverton y Holt (1956) y Jones (1956) demuestran que trazando los logaritmos naturales de los números recapturados en relación con el número del intervalo en que han sido recapturados se obtiene una línea con la pendiente de -Z. El efecto de los errores de tipo B es sobrestimar Z cuando se calcula de esta manera. Sin embargo estos errores no alteran la estimación de F que puede hacerse desde la intersección de esta línea con la ordenada en el punto correspondiente al tiempo cero. Gulland (1964, Parte I,5) da detalles y ejemplos.

Palocheimo (1958) da una modificación de este método, del cual Dickie (1963) ofrece un ejemplo.

Además de la posibilidad de que se produzcan errores de tipo A y tipo B, pueden existir otros que afecten a las estimaciones de la mortalidad debida a la pesca. Estos son:

(a) La posibilidad de que los peces marcados y sin marcar no sean igualmente propensos a la captura, y

(b) la posibilidad de que los peces marcados y sin marcar no se mezclen uniformemente en toda la población.

Gulland trata de estas situaciones (1964, ParteI,5)

Ejemplos

10 ... Se marcaron 100 peces y se recapturaron y notificaron después de los siguientes días de libertad:

5	10	29	31	55
5	25	14	47	45
29	15	17	55	63
17	16	28	43	75
16	18	5	38	81
14	19	6	41	82
12	24	35	36	75

Determínese F, M y Z por

(a) trazando los logaritmos de los números agrupados en relación con la duración de la libertad

(b) repitiendo la operación utilizando grupos distintos de los intervalos y

(c) utilizando las fórmulas de Gulland (1955).

11 ... De 1.500 peces marcados los siguientes números fueron recapturados en intervalos mensuales

meses	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
número de recapturas	60	50	60	30	40	32	40	28	25	25	21	19
meses	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
número de recapturas	15	14	16	13	12	8	10	7	6	8	7	4

Determínese F y Z por

(a) utilizando las fórmulas de Gulland (1955)

(b) trazando los logaritmos de los ejemplares comunicados en relación con el período de recaptura

(c) repitiendo (b) agrupando los períodos de modo distinto

(d) supongamos que se sabe que la intensidad de la pesca durante el segundo año fué 1.25 veces mayor que durante el primer año. Tengamos en cuenta esto y repitamos las partes (a), (b) y (c) de la pregunta

(e) supongamos que la mitad de las marcas comunicadas cada mes las notificaron los pescadores y la otra mitad los comerciantes de pescado y el personal de tierra. ¿Que efecto tendrá esto en las estimaciones obtenidas en (a) - (d) anteriores, si se sabe que los comerciantes y personal de tierra detectan solamente las dos terceras partes de las marcas que pasan por sus manos?

(f) supongamos que se sabe por los resultados del experimento que sólo el 60 por ciento de los peces marcados sobreviven a los cuatro días de la operación. Si se tiene en cuenta esto, ¿que efecto tendrá sobre las estimaciones hechas en (a) - (e) anteriores?

12 ... Repítanse los ejemplos 10 y 11 dado que:

(a) las dos terceras partes de las notificaciones las comunican los pescadores y que hay motivos para creer que representan solamente el 80 por ciento de las marcas que en realidad descubren los pescadores

(b) supongamos que además de la información dada en (a) se sabe por experiencia por experimentos directos que los comerciantes y personal de tierra sólo comunican el 70 por ciento de las marcas que detectan.

13 ... Utilícense los datos del Cuadro siguiente para calcular las tasas de supervivencia utilizando la fórmula de Robson

Período	1	2	3	4	5	6
	(1000)	5	4	1	2	1
		(2000)	16	5	7	2
			(1500)	9	13	3
				(2500)	35	10
					(1200)	7

Los números que figuran entre paréntesis son los ejemplares marcados. Los demás son los ejemplares realmente notificados como capturados en cada período.

Repítanse los cálculos acabados de hacer

(a) duplicando los números comunicados para cada uno de los períodos 4 y 5

(b) duplicando los números notificados para el período 3 y triplicándolo para el período 6

¿Que efectos tiene esto sobre las estimaciones de supervivencia?

14 ... ¿A qué conclusiones se pueden llegar respecto a los esfuerzos pesqueros relativos de cada período?

3. Estimación del crecimiento según los experimentos de marcado

Con tal que la operación de marcado no afecte al crecimiento de los peces, los resultados del mismo pueden facilitar valiosos datos para medir el crecimiento. Esto puede revestir especial importancia para aquellas especies cuya edad no puede conocerse, o sólo averiguarse con dificultad.

3.1 Adaptar una curva de crecimiento a los datos que representan intervalos de tiempo iguales

Los requisitos fundamentales son: primero, construir una curva edad/talla o edad/ peso y, segundo determinar los parámetros de una curva que se adapte bien a los datos. Para la segunda finalidad se utiliza actualmente con gran frecuencia la curva de von Bertalanffy; Gulland (1964, Parte I,2) da datos y ejemplos de los métodos de adaptación de esa curva.

3.2 Adaptar una curva de crecimiento a los datos que representan intervalos de tiempo desiguales

Los métodos descritos por Gulland (1964) son aptos para la estimación de los parámetros de crecimiento de von Bertalanffy, según los datos de crecimiento recogidos durante intervalos de tiempo iguales. Sin embargo, los aumentos de talla de los peces marcados corresponden a distintos intervalos y es preciso efectuar alguna modificación del método habitual para tratar estos datos. Gulland y Holt (1959) describen una forma de hacerlo.

La ecuación fundamental de von Bertalanffy es:

$$\ell_t = L_{oo} \left(1 - e^{-K(t - t_o)}\right)$$

donde ℓ_t = la talla a la edad t

y L_{oo}, K y t_o son los parámetros de crecimiento.

Después del intervalo de tiempo a, la edad será t+a y la talla será

$$\ell_{t+a} = L_{oo}\left(1 - e^{-K(t + a - t_o)}\right)$$

El aumento de talla puede expresarse por

$$\ell_{t+a} - \ell_t = L_{ooe}^{-K(t - t_o)}\left(1 - e^{-Ka}\right)$$

Como los aumentos de los peces marcados se habrían producido durante intervalos de tiempo variables, pueden uniformarse en cierta medida expresándolos en términos de incrementos por unidad de tiempo.

Es decir, lo que se necesita es una cantidad

$$y = \frac{\ell_{t+a} - \ell_t}{a}$$

y ésta es igual a

$$L_{ooe}^{-K(t - t_o)} \left(\frac{1 - e^{-Ka}}{a}\right)$$

La operación siguiente consiste en relacionar esta cantidad con la talla media durante el período de crecimiento, es decir con la talla $\frac{\ell_{t+a} + \ell_t}{2}$. Si llamamos a ésta x

$$x = L\left[1 - \tfrac{1}{2}e^{-K(t - t_o)} \left(1 + e^{-Ka}\right)\right]$

y al disponer de nuevo los términos, tendremos

$$L_{oo}\, e^{-K(t - t_o)} = \frac{2(L_{oo} - x)}{1 + e^{-Ka}}$$

A continuación, sustituyendo la expresión por y anterior y disponiendo de nuevo los términos se obtiene

$$y = (L_{oo} - x)\ \frac{2(1 - e^{-Ka})}{a(1 + e^{-Ka})}$$

Por último, poniendo $^1/2K_a = b$, se obtiene la relación

$$y = K(L_{oo} - x)\ \frac{\tanh b}{b}$$

en donde $\tanh b = \left(\frac{1 - e^{-2b}}{1 + e^{-2b}}\right)$ [tanh - tangente hiperbólica]

o, alternativamente,

$$y\,\frac{b}{\tanh b} = K\,L_{oo} - K\,x \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (14)$$

De la ecuación (14) resulta evidente que si $y.\frac{b}{\tanh b}$ puede trazarse en relación con x, el resultado debe ser una línea recta con una pendiente de -K y una intersección de KL_{oo}.

Ejemplo Calcúlense los valores de K, L_{oo} y t_o con los datos del Cuadro 10

Cuadro 10

a	l_t	l_{t+a}	y	x	b_1		
tiempo de libertad (años)	Talla a la liberación (cm.)	Talla a la recaptura (cm.)	$\frac{l_{t+a} - l_t}{a}$	$\frac{l_{t+a} + l_t}{2}$	$\frac{1}{2}K_1 a$	$\frac{b_1}{\tanh b}$	$y.\frac{b_1}{\tanh b_1}$
0.5	9.1	16.9	15.6	13	0.05	1.0008	15.6
0.8	24.2	33.8	12.0	29	0.08	1.0021	12.0
1.0	41.5	50.5	9.0	46	0.10	1.0033	9.0
0.4	61.9	64.1	5.5	63	0.04	1.0005	5.5
1.2	74.2	77.8	3.0	76	0.12	1.0048	3.0

Los datos de las tres primeras columnas son los detalles de la recaptura correspondiente a cinco peces; y, el incremento por unidad de tiempo y x, el punto medio de cada período de crecimiento, se calculan como se ha indicado.

La operación siguiente es trazar y en relación con x. Se observará que los puntos se hallan sobre una recta con una pendiente de -0.2. La primera estimación de K, que puede llamarse K_1, es, por tanto, 0.2.

Utilizando este valor para K, b_1 puede calcularse para cada pez y los valores de $\frac{b_1}{\tanh b_1}$ pueden calcularse o tomarse del Cuadro dado por Gulland y Holt (1959).

En la última columna del Cuadro 10 se indican los valores de $\frac{y\ b_1}{\tanh b_1}$ para cada pez.

En este ejemplo, los valores de $\frac{b_1}{\tanh b_1}$ se aproximan tanto a la unidad que los valores de la última columna del Cuadro 10 son en efecto los mismos que los de y. Si hubie-

sen sido diferentes, el procedimiento sería relacionar $\frac{y\ b_1}{\tanh b_1}$ con x para obtener una nueva línea con una nueva pendiente. La pendiente de esta línea daría una segunda estimación de K (K_2) y todo el proceso podría repetirse entonces hasta que las estimaciones de K permaneciesen invariables.

En la práctica debe advertirse que para los valores de b hasta 0.4 aproximadamente, los valores de $\frac{b}{\tanh b}$ permanecen próximos a la unidad, de forma que un valor de K generalmente puede obtenerse directamente del primer trazado de y en relación con x, como en este ejemplo.

Estimación de L_{oo}

Cuando se traza la curva y/x utilizando los datos antes mencionados se observa que corta el eje x a una distancia de 90 cm. Dicho de otro modo, a una longitud de 90 cm. el aumento de ésta es 0, y, por tanto, 90 cm. es la estimación exigida de L_{oo}.

Estimación t_o

t_o no puede estimarse solamente con los datos dados en el Cuadro 10. Es necesario, además, conocer la edad del pez en cada una de las 10 tallas registradas. Sabiendo esto, pueden determinarse 10 valores de t_o, uno para cada talla y, obteniendo la media de los valores, se da un sólo valor de t_o. Gulland (1964, ParteI,2) da los correspondientes detalles.

Ejemplos

15 ... Determinar los valores de K y L_{oo} con los datos siguientes:

Tiempo de libertad (anos)	Talla a la liberación (cm.)	Talla a la recaptura (cm.)
0.50	42	46.5
0.65	31	38
1.50	36	51
0.40	49	52
0.55	46	51
0.80	33	42
1.00	57	62
0.50	54	57
0.70	43	49
0.60	51	54.5

16 ... Determinar un valor de t_o también, dado que las edades de los 10 peces del ejemplo 15 eran las siguientes:

edad a la liberación (anos)	edad a la recaptura (anos)
3.0	3.5
2.0	2.65
2.5	4.0
3.8	4.2
3.45	4.0
2.2	3.0
5.0	6.0
4.5	5.0
3.1	3.8
4.0	4.6

4. La determinación de los parámetros de desplazamiento (movimiento) según los experimentos de marcado

El procedimiento más sencillo para demostrar el tipo de desplazamiento de un grupo de peces marcados recapturados es la representación gráfica. La posición de recaptura de cada pez puede trazarse en una gráfica en relación con su posición a la liberación, pudiendo indicarse su dirección media y la distancia recorrida. También puede indicarse el número de días de libertad en relación con la posición de cada recaptura, si se desea.

Hacerlo así para cada uno de los peces resulta bastante directo pero queda el problema de cómo combinar los valores correspondientes a cada pez a fin de estimar la dirección media y la velocidad de desplazamiento, así como el coeficiente de dispersión.

Los valores más útiles que pueden determinarse son:

$\curlywedge$ la dirección media de desplazamiento

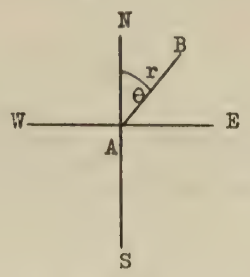
V la velocidad media en esta dirección

a^2 la media cuadrada del coeficiente de dispersión (Skellam, 1951)

4.1 Dirección de desplazamiento ($\curlywedge$)

En el siguiente ejemplo puede apreciarse mejor una forma de determinar la dirección media de desplazamiento:

Figura 1



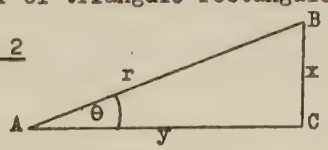
Consideremos el caso de un sólo pez que ha sido liberado en el centro de un sistema de coordenadas (A) convenientemente elegido, y que ha sido después recapturado en la posición B. La posición de recaptura puede representarse dentro del sistema de coordenadas, dándole un desplazamiento r y una dirección θ. Este método de representación es conveniente en la práctica ya que r y θ son dos valores que pueden asignarse informativamente a cualquier posición de recaptura.

Para un sólo pez este método de representación es excelente, pero para más de uno es más útil pasar a coordenadas cartesianas. Si los ejes del sistema de referencia se denominan x e y, según la convención usual, se observará fácilmente que el desplazamiento de un pez recapturado desde el origen se convierte en

r sen θ a lo largo del eje x
y r cos θ a lo largo del eje y

Esto puede demostrarse por el triángulo rectángulo (ABC) en la Figura 2.

Figura 2



puesto que $\frac{x}{r} = \text{sen } \theta$

se deduce que $x = r \text{ sen } \theta$

De igual manera $\frac{y}{r} = \cos \theta$

y por tanto $y = r \cos \theta$

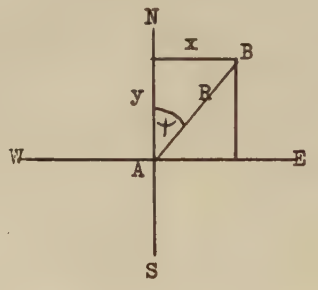
Si hay más de un pez su desplazamiento total a lo largo del eje x se convierte en

$$r_1 \text{ sen } \theta_1 + r_2 \text{ sen } \theta_2 + \ldots\ldots\ldots\ldots = \sum r \text{ sen } \theta$$

Análogamente, el desplazamiento total a lo largo del eje y será dado por $\sum r \cos \theta$.

Estos dos desplazamientos, $\sum r \text{ sen } \theta$ y $\sum r \cos \theta$ pueden utilizarse ahora para describir lo que efectivamente es el centro medio de densidad del grupo en su conjunto. Este se obtiene eligiendo un punto B de forma que los valores de x e y sean dados por $x = \sum r \text{ sen } \theta$ e $y = \sum r \cos \theta$ (Véase Fig. 3).

Figura 3



Ahora, sea R el desplazamiento general del grupo AB y que su componente de dirección sea dada por el ángulo Υ (Figura 3).

Se sigue que, puesto que

$$\frac{x}{y} = \tan \Upsilon$$

que $$\tan \Upsilon = \frac{\sum r \text{ sen } \theta}{\sum r \cos \theta} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (15)$$

Ejemplo Determinar la dirección media de desplazamiento con los datos del Cuadro 11.

Cuadro 11

r	θ	t
5	58	18
50	150	60
20	230	30
30	335	45

Las operaciones del cálculo se establecen en el Cuadro 12.

Cuadro 12

r (Km)	θ°	t (días)	sen θ	cos θ	r sen θ	r cos θ	r^2/t
5	58	18	+.848	+.530	+ 4.24	+ 2.65	1.4
50	150	60	+.500	-.866	+25.00	-43.30	41.7
20	230	30	-.766	-.643	-15.32	-12.86	13.3
30	335	45	-.423	+.906	-12.69	+27.18	20.0
Totales		153			+ 1.23	-26.33	76.4

$$\sum r \sin\theta = 1.23$$

$$\sum r \cos\theta = -26.33$$

$\therefore$ de la ecuación (15)

$$\tan\Psi = \frac{1.23}{-26.33} = -0.0467$$

una tangente de +0.0467 indica un ángulo de 2.7°

$$\therefore \Psi = 180 - 2.7 = 177.3^\circ$$

Nota: Como quiera que $\sum r \sin\theta$ es positivo y $\sum r \cos\theta$ es negativo, se deduce que Ψ se encuentra en el cuadrante que va de 90° a 180°

4.2 Velocidad media del desplazamiento (V)

En la Fig. 3, el desplazamiento global del grupo en su conjunto se halla denotado por R. Ahora, el tiempo total que habrá transcurrido en tanto sucedía esto será la suma de los períodos de libertad de los distintos peces. Si estos son t_1, t_2 etc., la duración total de la libertad puede expresarse por $\sum t$.

Se sigue, pués, que una evaluación de V, velocidad de desplazamiento de todo el grupo la da $\frac{R}{\sum t}$ o sea, por

$$V = \frac{\sqrt{(\sum r \sin\theta)^2 + (\sum r \cos\theta)^2}}{\sum t} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots (16)$$

Ejemplo Determinar un valor de V partiendo de los datos del Cuadro 12, según la ecuación (16)

$$V = \frac{\sqrt{(1.23)^2 + (-26.33)^2}}{153} = \frac{\sqrt{694.8}}{153}$$

$$= 0.17 \text{ km/día}$$

4.3 Media cuadrada del coeficiente de dispersión (a^2)

Se precisa un coeficiente más para poder describir completamente la distribución de las recapturas. Es decir, se necesita un parámetro para medir de algún modo, la extensión en que los peces se desplazan independientemente unos de otros. Por ejemplo, un alto valor de V y un valor bajo de a^2, significarían un verdadero movimiento direccional con una tasa baja de dispersión de la media del grupo. Un valor bajo de V y un valor alto de a^2 indicaría un desplazamiento aleatorio con relativamente escaso movimiento direccional.

Como base para la estimación de un coeficiente de dispersión se ha empleado el tratamiento teórico de Skellam (1951) y Beverton y Holt (1957) de la teoría física de la conducción del calor. Se han publicado ya detalles de la teoría para el caso en que la dirección del desplazamiento (Ψ) se conozca de antemano (Jones 1959). Basta referirse aquí al resultado obtenido e,

inmediatamente después considerar su extensión al caso en que Ψ sea desconocido.

Cuando Ψ es conocido

$$a^2 = \frac{1}{n}\left\{\sum \frac{r^2}{t} - \frac{(\sum r \cos\theta)^2}{\sum t}\right\}$$

En esta fórmula se supone que cada valor de θ se mide según la dirección media del desplazamiento. Dicho de otro modo, si θ se mide a partir de alguna otra coordenada conveniente como el norte verdadero, debe emplearse $(\theta - \Psi)$ en vez de θ en la ecuación anterior,

o sea, $$a^2 = \frac{1}{n}\left\{\sum \frac{r^2}{t} - \frac{[\sum r \cos(\theta - \Psi)]^2}{\sum t}\right\}$$

Para mayor facilidad de cálculo conviene eliminar Ψ de esta ecuación. Esto puede hacerse utilizando la fórmula trigonométrica

$$\cos(A - B) = \cos A \cos B + \operatorname{sen} A \operatorname{sen} B$$

de suerte que, $$\sum r \cos(\theta - \Psi) = \cos\Psi \sum r \cos\theta + \operatorname{sen}\Psi \sum r \operatorname{sen}\theta$$

$$\therefore [\sum r \cos(\theta - \Psi)]^2 = \cos^2\Psi (\sum r \cos\theta)^2 + \operatorname{sen}^2\Psi (\sum r \operatorname{sen}\theta)^2 +$$
$$2 \cos\Psi \operatorname{sen}\Psi \sum r \cos\theta \sum r \operatorname{sen}\theta$$

Si se observa a continuación que

$$\tan\Psi = \frac{\operatorname{sen}\Psi}{\cos\Psi} = \frac{\sum r \operatorname{sen}\theta}{\sum r \cos\theta}$$

se sigue que $\operatorname{sen}\Psi \sum r \cos\theta = \cos\Psi \sum r \operatorname{sen}\theta$

y $$\therefore \quad 2 \cos\Psi \operatorname{sen}\Psi \sum r \cos\theta \sum r \operatorname{sen}\theta$$
$$= 2 \cos^2\Psi (\sum r \operatorname{sen}\theta)^2$$
$$= \cos^2\Psi (\sum r \operatorname{sen}\theta)^2 + \operatorname{sen}^2\Psi (\sum r \cos\theta)^2$$
$$\therefore [\sum r \cos(\theta - \Psi)]^2 = [\cos^2\Psi + \operatorname{sen}^2\Psi][(\sum r \cos\theta)^2 + (\sum r \operatorname{sen}\theta)^2]$$
$$= (\sum r \cos\theta)^2 + (\sum r \operatorname{sen}\theta)^2$$

puesto que $\cos^2\Psi + \operatorname{sen}^2\Psi = 1$

Por último, pues, $$a^2 = \frac{1}{n}\left\{\sum \frac{r}{t} - \frac{(\sum r \cos\theta)^2 + (\sum r \operatorname{sen}\theta)^2}{\sum t}\right\} \quad \ldots\ldots\ldots (17)$$

Ejemplo Determinar un valor de a^2 con los datos del Cuadro 12 mediante la ecuación (17)

$$a^2 = \frac{1}{4}\left\{76.4 - \frac{694.8}{153}\right\}$$
$$= 18 \text{ km}^2/\text{día}$$

4.4 Significación de a^2

La media cuadrada del coeficiente de dispersión (a^2) es realmente un parámetro compuesto resultante del producto de ℓ, la distancia media recorrida por cada pez entre cada cambio de dirección y v la velocidad media de natación de cada pez.

En efecto $a^2 = \{.v \quad o \quad \{. \frac{\{}{w} = \frac{\{^2}{w}$

donde w es el tiempo medio necesario para recorrer una distancia $\{$. El hecho de que el numerador sea el cuadrado de una distancia explica por qué a^2 se expresa en unidades como km^2/día. El hecho de que este parámetro sea compuesto es consecuencia de que podría surgir una tasa de dispersión dada, ya que los peces nadan lentamente con cambios de dirección poco frecuentes, o rápidamente con cambios frecuentes. Sin tener en cuenta otras consideraciones no es posible discriminar entre estas alternativas, y por esta razón el coeficiente de dispersión tiene que ser compuesto.

Un valor numérico de a^2, como por ejemplo 4 km^2/día puede obtenerse de las siguientes formas. Primero, si $4.0 = a^2 = \{.v$ se puede establecer un cuadro de $\{$ y v para satisfacer esta relación. Así se hace en el Cuadro 13.

Cuadro 13

$\{$ (km)	v (km/día)
4	1
1	4
0.1	40
0.01	400

Si se puede establecer un límite superir a la probable velocidad media de natación v, entonces, automáticamente se establece un límite inferior al valor de $\{$.

Segundo, en la ecuación siguiente puede sustituirse un valor numérico de a^2 para determinar la proporción de peces que se espera hallar dentro de una distancia dada de la posición de marcado después de un tiempo determinado.

La ecuación es

$$P(R, t) = 1 - \exp - \frac{R^2}{a^2 t} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (18)$$

en donde P (R, t) significa la proporción de peces que se hallan dentro de un círculo de radio R, después del tiempo t.

Más generalmente, la ecuación

$$P(R_1 R_2, t) = \exp - \frac{R_1^2}{a^2 t} - \exp - \frac{R_2^2}{a^2 t} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad (19)$$

puede utilizarse para determinar la proporción de peces que se hallan entre dos círculos con radios R_1 y R_2, respectivamente.

Ejemplos

17 ... Determinar los parámetros de desplazamiento para cada una de las siguientes series de datos

1			2			3		
r	θ	t	r	θ	t	r	θ	t
20	160	20	20	350	30	20	200	30
25	170	80	25	280	20	25	190	20
30	135	100	30	330	200	30	260	80
5	270	3	5	140	1	5	20	10
2	350	27	2	30	5	2	40	4

18 ... A continuación se dan detalles de recaptura de 10 peces:

Distancia (r)	Dirección (θ)	Días de ausencia (t)
0	-	100
50	40°	200
5	50°	75
10	90°	50
20	150°	100
5	200°	30
20	340°	50
100	45°	300
2	90°	200
20	100°	100

Determinar la dirección media de desplazamiento, la velocidad media de desplazamiento y la media del cuadrado del coeficiente de dispersión.

19 ... Dado que $a^2 = 10$, seleccionar valores convenientes de R y t para establecer una curva de dispersión utilizando las ecuaciones (18) y (19)

- - - - -

5. Bibliography Bibliographie Bibliografía

ANDERSON, K.P. and BAGGE, O. 1963 The benefit of plaice transportation as estimated by tagging experiments. Spec.Pub.int.Comm.Nthw.Atlant.Fish.,No.4:164-171

BAILEY, N.T.J. 1951 On estimating the size of mobile populations from recapture data. Biometrika,38:293-306

BEVERTON, R.J.H. and HOLT, S.J. 1956 A review of methods for estimating mortality rates in exploited fish populations, with special reference to sources of bias in catch sampling. Rapp.Cons.Explor.Mer.,140(1):67-83

BEVERTON, R.J.H. and HOLT, S.J. 1957 On the dynamics of exploited fish populations. Fishery Invest.,Lond., Ser. 2,19:533 pp.

CARLANDER, K.D. and LEWIS, W.M. 1948 Some precautions in estimating fish populations. Progr. Fish.Cult., 10:134-137

CHAPMAN, D.G. 1954 Inverse multiple and sequential sample censuses. Biometrics, 8:286-306.

CHAPMAN, D.G. 1954 The estimation of biological populations. Ann.math.Statist., 25:1-15

CLEAVER, F.C. 1963 Bering Sea King Crab (Paralithodes camtschatica) tagging experiments. Spec.Publ.int.Comm.Nthw.Atlant.Fish.,No. 4:59-63

DICKIE, L.M. 1963 Estimation of mortality rates of a Gulf of St. Lawrence cod tagging. Spec. Publ.int.Comm.Nthw.Atlant.Fish.,No. 4:71-80

DE LURY, D.B. 1951 On the planning of experiments for the estimation of fish populations. J.Fish.Res.Bd Can., 8:281-307

FRY, F.E.J. 1949 Statistics of a lake trout fishery. Biometrics, 5:27-67

GULLAND, J.A. 1955 On the estimation of population parameters from marked members. Biometrika,42:269-270

GULLAND, J.A. 1964 Manual of methods of fish population analysis. FAO Fish.Biol.tech.Pap. No.40

GULLAND, J.A. and HOLT, S.J. 1959 Estimation of growth parameters for data at unequal time intervals. J.Cons.perm.int.Explor.Mer.,25:47-49

HANCOCK, D.A. 1963 Marking experiments with the common whelk (Buccinum undatum). Spec.Publ.int. Comm.Nthw.Atlant.Fish.,No.4:176-187

JACKSON, C.H.N. 1939 The analysis of an animal population. J.Anim.Ecol., 8:238-246

JONES, R. 1956 The analysis of trawl haul statistics, with particular reference to the estimation of survival rates. Rapp.Cons.Explor.Mer.,140(1):30-39

JONES, R. 1959 A method of analysis of some tagged haddock returns. J.Cons.perm.int.Explor.Mer., 25:58-72

JONES, R. 1964 A review of methods of estimating population size from marking experiments. Rapp.Cons.Explor.Mer.,155:202-209

JUNGE, C.O. 1963 A quantitative evaluation of the bias in population estimates based on selective samples. Spec.Publ.int.Comm.Nthw.Atlant.Fish.,No. 4:26-28

LE CREN, E.D. and KIPLING, C. Some marking experiments on spawning populations of char
1963 (Calvelinus willughbii). Spec.Publ.int.Comm.Nthw.Atlant.Fish.,No. 4:130-139

PALOHEIMO, J.E. Determination of natural and fishing mortalities of cod and haddock from
1958 analysis of tag records off western Nova Scotia. J.Fish.Res.Bd Can.,15:1371-1381

PARKER, R.A. A method for removing the effect of recruitment on Petersen type population
1955 estimates. J.Fish.Res.Bd Can.,12:447-450

PARKER, R.A. On the estimation of population size, mortality and recruitment. Biometrics, 19:
1963 318-323

RICKER, W.E. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. Bull.
1958 Fish.Res.Bd Can.,No.119

ROBSON, D.S. Maximum likelihood estimation of a sequence of annual survival rates from a
1963 capture-recapture series. Spec.Publ.int.Comm.Nthw.Atlant.Fish.,No. 4:330-335

SATO, R. On the migratory speed of salmon and the stock of red salmon estimated from the
1938 tagging experiments in northern North Pacific. Bull.Jap.Soc.Sci.Fish., 7, No. 1:21-23

SCHNABEL, Z.E. The estimation of the total fish population of a lake. Amer.math.Mon.,45:
1938 348-352

SCHUMACHER, F.X. and ESCHMEYER, R.W. The estimation of fish populations in lakes or ponds.
1943 J.Tenn.Acad.Sci.,18:228-249

SIMPSON, A.C. Marking crabs and lobsters for mortality and growth studies. Spec.Publ.int.
1963 Comm.Nthw.Atlant.Fish.,No. 4:188-193

SKELLAM, J.G. Random dispersal in theoretical population. Biometrika, 38:196-218
1951

FAO FISHERIES TECHNICAL PAPER (MFS)

Documents in this group are provisional editions of volumes or sections of FAO MANUALS IN FISHERIES SCIENCE, usually in the language of the original draft. They are given a limited distribution for comment by collaborators in this project, and for use of FAO headquarters and field staff and at training centers, courses and seminars. Revised versions are subsequently published by FAO in the official languages of the Organization. Further information and extra copies can be obtained from:

Biological Data Section
Fish Stock Evaluation Branch
Fishery Resources and Exploitation Division
FAO, Rome, Italy.

La présente série groupe des versions provisoires du texte intégral ou partiel des MANUELS FAO DE SCIENCE HALIEUTIQUE, généralement dans la langue originale. Ces documents font l'objet d'une diffusion restreinte: ils sont communiqués pour avis aux personnes collaborant à la préparation des manuels, utilisés par le personnel de la FAO au Siège et sur le terrain, et mis à la disposition des centres de perfectionnement, cours de formation et séminaires. Des versions revisées sont ultérieurement publiées par la FAO dans les langues officielles de l'Organisation. Des informations supplémentaires ainsi que des extra copies pourront être fournies par la:

Section des données biologiques
Sousdivision de l'évaluation des stocks ichtyologiques
Division des ressources et de l'exploitation des pêches
FAO, Rome, Italie.

Los documentos de este grupo son ediciones provisionales de volúmenes o secciones de los MANUALES DE LA FAO DE CIENCIAS PESQUERAS, publicados generalmente en el idioma del borrador original. Se distribuyen limitadamente para que los comenten los colaboradores de este proyecto, y para usarlos en la sede de la FAO así como por el personal de campo y en los centros de capacitación, cursos y seminarios. La FAO publica después versiones revisadas en los idiomas oficiales de la Organización. Ulteriormente se podrán obtener información y copias extra de la:

Sección de datos biológicos
Subdirección de evaluación de poblaciones de peces
Dirección de Recursos Pesqueros y Explotación
FAO, Roma, Italia.

FB/T26	Manual of Sampling Methods for Fisheries Biology	Oct. 1962
FIb/T38	Tables of Yield Functions for Fishery Assessment	June 1964
FIb/26 Suppl. 1	Manual of Sampling and Statistical Methods for Fisheries Biology. Part. II - Statistical Methods - Chapter No. 5. Computations	Feb. 1965
FIb/T51	Manual of Methods for Fish Stock Assessment - Report on Marking Manuel sur les méthodes d'évaluation des stocks ichtyologiques - Rapport sur le marquage Manual de métodos para la evaluación de los stocks de peces - Informe sobre marcado	July 1965
FIb/T40	Manual of Methods of Fish Population Analysis	Nov. 1965
FIb/T41	Manual of Methods for Fish Stock Assessment - Part III - Selectivity of Fishing Gear	Jan. 1966
FIb/T51 Suppl. 1	Manual of Methods for Fish Stock Assessment - Part IV - Marking Manuel sur les méthodes d'évaluation des stocks ichtyologiques - IVème Partie - Le marquage Manual de métodos para la Evaluación de los Stocks de Peces - Parte IV - Marcado	Jan. 1966

A printed English version of "Manual of Field Methods in Fisheries Biology. Provisional Edition" was issued in 1960, as a revision of:

Le « Manual of Field Methods in Fisheries Biology - Provisional Edition », imprimé en anglais seulement, a été publié en 1960 et constituait une version revisée du document:

En 1960 se publicó en inglés el "Manual of Field Methods in Fisheries Biology. Provisional Edition", como revisión de:

FB/58/T1	A Manual of Field Methods in Fisheries Biology (Preliminary draft)	Sept. 1958

Drafts of "Manual of Laboratory Methods in Fisheries Biology" were issued as:

Des versions préliminaires du « Manual of Laboratory Methods in Fisheries Biology » ont paru en tant que:

Los borradores del "Manual of Laboratory Methods in Fisheries Biology" se publicaron como:

FB/58/T3	Part I - Physical and Chemical Methods in Meteorology and Oceanography	Jan. 1958
	Part II - Laboratory Methods on Plankton and Benthos	Feb. 1958

Revised versions of these have been combined with the Field Methods Manual to produce a "Manual of Methods in Fisheries Biology" the definitive text of which will be published in three language versions as **FAO Man. Fish. Sci.,** (1) (in preparation). A provisional English edition of **FAO Man. Fish. Sci.,** (2) "Fisheries Science" was issued for FAO by CSIRO, Cronulla, Australia, in 1960.

Des versions revisées de ces documents ont été combinées avec le manuel de méthodes sur le terrain pour constituer le « Manuel sur les méthodes employées en biologie halieutique », dont le texte définitif, trilingue, paraîtra sous la cote **FAO Man. Fish. Sci.,** (1) (en préparation).
Une version anglaise provisoire du document **FAO Man. Fish. Sci.,** (2), intitulé « Fisheries Science », a été publiée pour le compte de la FAO par la CSIRO (Cronulla, Australie) en 1960.

Se han combinado versiones corregidas de estos documentos con el Manual de Métodos de Campo, para producir un "Manual of Methods in Fisheries Biology", cuyo texto definitivo se publicará en tres idiomas como **FAO Man. Fish. Sci.,** (1) (en preparación). Una edición provisional, en inglés, del **FAO Man Fish. Sci.,** (2) titulado "Fisheries Science" fue publicada para la FAO por CSIRO, Cronulla, Australia, en 1960.

45525/6.66/E/1/800